

ÉTUDE ANATOMIQUE
DU
PHREATOBIUS CISTERNARUM
GOELDI

SILURE AVEUGLE DU BRÉSIL

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR

PAR

Manfred REICHEL

Licencié ès Sciences.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1927

ÉTUDE ANATOMIQUE
DU
PHREATOBIUS CISTERNARUM
GOELDI

SILURE AVEUGLE DU BRÉSIL

THÈSE

PRÉSENTÉE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE DOCTEUR

PAR

Manfred REICHEL

Licencié ès Sciences.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—
1927

La Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de MM. les professeurs Fuhrmann et Monard, autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, juillet 1926.



Le Doyen :

(Signé) O. FUHRMANN.

Etude anatomique
du *Phreatobius cisternarum* Goeldi,
Silure aveugle du Brésil.

par

Manfred REICHEL

Avec les planches 2 à 6 et 15 figures dans le texte¹.

SOMMAIRE.

Introduction.

Chapitre I. — MORPHOLOGIE EXTERNE.

Chapitre II. — PEAU, ORGANES DE SÈNS CUTANÉS et LIGNE LATÉRALE.

Histologie de l'épiderme, du derme et des papilles sensorielles.

Fonction des organes latéraux.

Chapitre III. — ŒIL et NERF OPTIQUE.

Etude histologique. Remarques sur la dégénérescence.

Chapitre IV. — ENCÉPHALE.

Généralités. Descriptions des lobes cérébraux.

Chapitre V. — APPAREIL DE WEBER.

Description. Fonctionnement.

Chapitre VI. — SYSTÉMATIQUE.

Chapitre VII. — REMARQUES GÉNÉRALES.

Index bibliographique.

¹ Ce travail a obtenu de l'Université de Neuchâtel, en 1925, le prix Léon DuPASQUIER.

INTRODUCTION

Le Silure qui fait l'objet de la présente étude a été découvert en 1903 par le naturaliste suisse GOELDI, dans une citerne de l'île de Marajô, à l'embouchure de l'Amazone ¹.

C'est au 6^{me} Congrès international de Zoologie, tenu à Berne en 1904, que ce savant fit part de sa découverte. Il donna du Poisson une brève description, indiqua l'intérêt que présentent ses particularités et exprima le vœu qu'il soit un jour étudié en détail.

Deux années plus tard, la dite citerne fut vidée complètement, son propriétaire, le Dr Vincente Chermond MIRANDA y retrouva 4 *Phreatobius*. Il les remit à M. GOELDI qui put les conserver quelques semaines dans un bocal rempli d'eau de citerne et essaya de les apporter vivants en Europe; mais le froid de nos latitudes fit périr les 2 premiers exemplaires, et les 2 autres, une goutte de formol, tombée malencontreusement dans le bocal. M. GOELDI remit à M. le professeur FUHRMANN tous les *Phreatobius* qu'il possédait: au total 6. M. FUHRMANN en envoya un au savant ichthyologue américain H. C. EIGENMANN et conserva les 5 autres, après en avoir mis 2 en coupes minces. Il fit paraître deux notes préliminaires, peu de temps après la découverte du Poisson, l'une dans les *Archives Sc. Phys. et Nat. de Genève*, (4) 20, 1906, l'autre dans les *Verhandlungen d. Schw. Nat.-forsch. Ges. Aarau*, 1905; mais depuis lors, pressé par d'autres travaux, il ne put mettre à exécution son projet d'étude anatomique.

EIGENMANN publia, comme annexe à un mémoire sur les *Pygidiidae* de l'Amérique du Sud, une description des caractères externes du *Phreatobius*, accompagnée d'un dessin et d'une photographie.

Telles sont les seules notices existant sur le sujet qui nous occupe. Au cours des 20 ans qui se sont écoulés depuis sa découverte, le *Phreatobius* n'a pas été retrouvé; les 6 exemplaires rapportés par GOELDI sont les seuls que l'on connaisse.

C'est en décembre 1923 que mon maître, M. le professeur FUHRMANN, me confia son précieux matériel: 2 séries de coupes et 3

¹ Cette citerne se trouve à l'intérieur de l'île, au nord de Soure.

spécimens conservés à l'alcool fort. Qu'il me permette de lui exprimer ici ma vive reconnaissance pour ses conseils, pour l'amabilité avec laquelle il mit sa bibliothèque à ma disposition et pour la confiance qu'il m'a témoigné en me chargeant d'une étude qu'il s'était jusqu'ici réservée. Je remercie également M. Th. DELACHAUX, assistant de Zoologie, des utiles renseignements qu'il m'a donnés à maintes reprises; M. A. JEANNET, géologue, de l'aide si aimablement prêtée dans mes recherches bibliographiques; M. Jean BAER, Dr ès sciences, de l'exécution des microphotographies reproduites ici.

La présente monographie n'a pas la prétention d'être complète. J'ai cherché avant tout à mettre en valeur les caractères les plus typiques de ce curieux Silure aveugle. Son œil dégénéré et ses différents organes de sens forment donc la partie principale du travail. En vue d'établir la position systématique du Poisson, je me suis intéressé, en outre, à sa morphologie externe ainsi qu'à certaines particularités de son squelette.

Il existe aussi bien sur les organes de sens des Poissons que sur les caractères dégénératifs des vertébrés cavernicoles une très abondante bibliographie. Je suis obligé de convenir que je n'ai pas pu consulter tous les travaux relatifs à ces matières. La liste bibliographique ci-jointe ne comprend que ceux dont j'ai pris connaissance.

CHAPITRE PREMIER

Morphologie externe.

Le *Phreatobius cisternarum* est un Poisson de très petite taille présentant tous les caractères propres aux Siluridés. Son corps extrêmement allongé, sa queue empennée sur presque toute sa longueur lui donnent toutefois un aspect si particulier qu'on ne voit pas dès l'abord à quelle division du groupe le rattacher. Ce point de systématique ne peut être fixé qu'après un examen approfondi des caractères anatomiques, aussi en renvoyons-nous la discussion à la fin de ce travail.

Les photographies et les dessins qui accompagnent cette étude nous dispenseront de nous étendre longuement sur l'aspect extérieur du *Phreatobius*. Nous voulons cependant donner ici (en traduction) la diagnose que C. H. EIGENMANN a établie ¹ d'après l'exemplaire et les photographies que lui a transmis M. FUHRMANN. Comme elle a été publiée dans un périodique peu répandu chez nous, la répétition ne nous semble pas superflue.

1. CARACTÈRES GÉNÉRIQUES.

« Origine de la nageoire dorsale à peu près au-dessus de l'origine des ventrales, beaucoup plus près du museau que de la caudale; barbillon maxillaire semblable et à peu près aussi long que les deux barbillons mentonniers et situé plus près des narines antérieures que de l'angle de la bouche; les barbillons mentonniers rapprochés l'un de l'autre mais éloignés de leurs symétriques et placés directement au-dessous du barbillon maxillaire; bouche terminale, large, mâchoire inférieure proéminente; dents de la mâchoire supérieure disposées sur 3 rangs environ, celles de la mâchoire inférieure, sur 2 rangs en son milieu, sur un rang, latéralement; les dents proximales (intérieures) sont les plus grandes et forment des séries très régulières; membrane operculaire s'étendant un peu au-dessus de

¹ C. H. EIGENMANN. Memoirs of the Carnegie Museum, vol. 7, N° 5, p. 372, September 1918.

la base des pectorales, étroitement unie à l'isthme, à peu près à mi-distance entre son extrémité postérieure et le bout du museau; premier rayon de la pectorale non épineux; anale très longue, prend naissance sous l'extrémité postérieure de la dorsale, sa longueur, à la base, dépasse le tiers de celle du corps; caudale petite, des rayons accessoires grands et nombreux la réunissent à l'anale et s'étendent sur le dos à la manière d'une nageoire occupant les $\frac{2}{5}$ de la longueur totale de l'animal; opercule et interopercule inermes; yeux rudimentaires, voisins des narines postérieures.

« Ce genre se reconnaît à l'allongement simultané de la portion caudale du corps, de la nageoire anale, et de la partie accessoire de la nageoire caudale, à la position de la dorsale par rapport aux ventrales, au développement des barbillons ainsi qu'à l'absence d'armature operculaire.

2. CARACTÈRES SPÉCIFIQUES.

« Le plus grand diamètre vertical tombe dans la moitié postérieure de la tête, à partir de cet endroit, diminution progressive jusqu'à la base de la caudale dont la hauteur à son insertion atteint environ le tiers de celle de la tête; deux paires de barbillons mentonniers n'atteignant pas les pectorales; barbillons maxillaires atteignant à peu près le milieu des pectorales; pectorale courte et étroite, sa longueur dépasse un peu celle de la moitié de la tête; distance du museau à l'origine des ventrales égale aux $\frac{2}{3}$ de la portion restante (origine des ventrales à extrémité de la queue); caudale petite, égale aux $\frac{2}{3}$ de la longueur de la tête; origine de la dorsale en avance sur celle des ventrales, son dernier rayon se trouve au-dessus de l'origine de l'anale; rayons accessoires supérieurs de la caudale commençant environ au-dessus du début du second tiers de l'anale et n'atteignant pas tout à fait la hauteur des rayons dorsaux; anale jointe aux rayons accessoires inférieurs de la caudale; ventrales un peu plus petites que les pectorales; couleur uniforme. »

Longueur de l'exemplaire reçu de M. FUHRMANN: 40^{mm}, 5. Tête: 7^{mm} environ; corps: 12^{mm} environ; nageoire dorsale: 7 rayons (d'après photo); anale: 25 rayons environ (d'après photo).

L'étude à la loupe binoculaire des caractères externes des spécimens dont nous disposons nous a fait voir certains détails qui méritent d'être ajoutés à cette diagnose.

La couleur n'est pas « uniforme », comme on pourrait le croire en ne consultant que les photographies: il existe un pigment mélanique occupant principalement les faces supérieures. Les mélanophores sont le plus abondants sur le front; le vertex et le dos en sont encore assez richement pourvus; ils se raréfient sur les flancs et disparaissent presque complètement des parties ventrales. Ainsi, le *Phreatobius*, conservé dans l'alcool, a une teinte brunâtre passant à l'ocre sur les faces inférieures. Vivant, au dire de GOELDI, il est rouge sang, cette vive couleur le couvrirait tout entier¹. Elle est due, sans doute, à l'abondance des vaisseaux sanguins du derme, lesquels sont rendus visibles par la transparence de l'épiderme, privé de mélanophores. GOELDI ne parle pas d'une différence de teinte entre les faces supérieures et inférieures. Il est probable, cependant, que le dos est d'un rouge plus foncé que le ventre.

La figure 1 donne une idée de la répartition du pigment de la région céphalique. Les marbrures claires représentent ici des vaisseaux sanguins que le pigment ne recouvre pas. Au voisinage de la nageoire dorsale, elles sont produites par des faisceaux de fibres dermiques qui constituent les mailles du panicule adipeux (voir Pl. 4, fig. 13); elles contiennent également des éléments sanguins. Cette circulation dermique paraît plus abondante au vertex qu'ailleurs; cela tient peut-être au fait quelle est rendue particulièrement apparente par les nombreux chromatophores bordant les vaisseaux. L'indication de GOELDI tendrait plutôt à faire croire qu'elle est uniformément répartie. Nous reviendrons sur ces questions au chapitre consacré à l'histologie de la peau.

Les *barbillons* des exemplaires que nous avons examinés étaient pour la plupart incomplets ou si enroulés sur eux-mêmes qu'il nous fut impossible d'en prendre la longueur exacte; mais d'après

¹ GOELDI parle de cette couleur dans une lettre adressée à M. FUHRMANN en date du 9 mai 1906; voici en quels termes:

« *Phreatobius* ist im Leben lebhaft blutrot; man könnte meinen, er sei etwa durch Blutgenuss als Parasit zu dieser Färbung gelangt. Allein diese ist nicht bloss auf die Ausdehnung des Darmes beschränkt, sondern erstreckt sich über die gesamte Körper-Oberfläche. Ausserdem erhielt sich dieselbe während der ganzen Periode der Gefangenschaft, ohne dass Blut- oder überhaupt irgendwelche andere künstliche Ernährung stattgefunden hatte ».

la photographie, on voit que les mentonniers externes sont aussi longs que les barbillons maxillaires, ils atteindraient environ le tiers des pectorales.

Les *dents* sont portées par l'intermaxillaire et par le dentaire; il n'en existe point sur le vomer. Elles sont noires à leur extrémité libre, saillantes, en brosse, chez les individus conservés (dont la peau est rétractée), mais enfouies presque jusqu'à leur pointe dans celle des individus frais.

La région pharyngienne porte 4 coussinets dentaires: 1 paire supérieure et une paire inférieure.

Un *repli de la muqueuse buccale* occupe la portion antérieure de l'arc mandibulaire. Il est très visible sur les coupes longitudinales (Pl. 3, fig. 7). La région vomérienne en est également pourvue, mais il est moins développé.

Ces replis sont des sortes de valvules qui s'opposent au retour de l'eau ou des aliments et facilitent ainsi les fonctions respiratoire et nutritive.

La *ligne latérale* ne figure pas dans la diagnose de EIGENMANN.

En raison du grand intérêt qu'elle présente, nous lui consacrerons un chapitre à part. Elle est, en effet, extrêmement simplifiée et n'occupe que la région céphalique; le dernier pore se trouve au-dessus de la nageoire pectorale, de là jusqu'à la queue on n'en observe plus un seul.

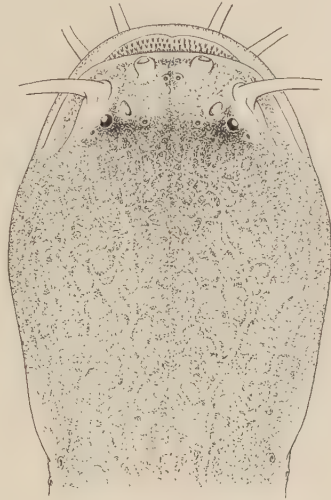


FIG. 1.

Vaisseaux sanguins cutanés et pigmentation de la région céphalique dorsale.

Nageoires.

Pectorales, composées chacune de 4 rayons, bifurqués à partir du deuxième; le premier n'est pas transformé en éperon. Longueur: 2^{mm},5 (exemplaire I).

Ventrals, 4 rayons également, les deux derniers sont bifurqués. Longueur: 2^{mm},2 (exemplaire I).

Dorsale, 7 rayons, les 3^{me} et 4^{me} sont les plus longs, les trois derniers sont bifurqués et peuvent porter à leur base un bourrelet adipeux (exemplaire III).

Anale, 24 à 25 rayons insérés chacun sur une hémaphyse et de longueur à peu près constante à partir du cinquième.

Caudale (fig. 2). La palette terminale du dernier segment vertébral porte 10 rayons qui peuvent être considérés comme « rayons principaux » de la nageoire; les « rayons accessoires » supérieurs et inférieurs commencent aux apophyses neurale et hémale libres de ce dernier segment. Dorsalement, on en compte 50 à 53, environ 2 par somite, ventralement, 22 à 24. Le nombre varie légèrement d'un individu à l'autre; chez l'un (ex. III), il s'élève au total à 85 (10+53+22); chez un autre (ex. II) à 84 (10+50+24).

Ce développement remarquable des parties accessoires de la nageoire caudale est certainement un des caractères les plus saillants du *Phreatobius*. Chez l'*Heptapterus*, Silure appartenant à la famille des Pimélodidés et qui comme nous le verrons plus loin se rapproche du *Phreatobius* sous bien des rapports, les parties accessoires de la caudale sont aussi très développées, mais elles ne portent pas de rayons; ce sont de simples replis cutanés; celui du dos peut être, de ce fait, aussi bien attribué à une adipeuse prolongée jusqu'à la caudale.

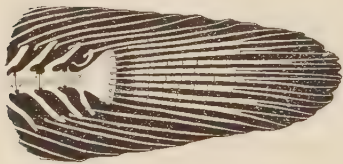


FIG. 2.

Squelette caudal.

Si le *Phreatobius* n'a pas d'adipeuse, il possède cependant à la base des rayons accessoires dorsaux un épaissement graisseux très marqué, parfois aussi quelques bourrelets de dimensions semblables à celui qui apparaît dans la dorsale.

La caudale est pigmentée. Les mélanophores s'étendent en se raréfiant jusqu'aux 2/3 de sa longueur. Sa partie accessoire dorsale en possède également mais ils manquent à sa partie accessoire ventrale de même qu'à l'anale; les pectorales et les ventrales en sont totalement dépourvues. La dorsale n'est presque pas pigmentée; le pigment abonde au voisinage de son insertion mais ne se répand pas au-delà du cinquième de sa hauteur.

Voici les dimensions des exemplaires qui avaient été conservés entiers.

Exemplaires	I	II	III
	mm	mm	mm
Longueur totale	42,0	40,0	37,5
» de la tête . .	5,3	5,3	4,6
» du tronc . . .	12,2	12,2	12,0
» de la caudale .	3,2	(2,0)	3,0
Diamètre transversal maximum de la tête . . .	4,1	3,6	3,2

REMARQUES.

La longueur de la tête est prise du museau (extrémité de la mâchoire inférieure) à l'extrémité postérieure de l'opercule (point où ce dernier se soude à la région scapulaire).

La longueur de la caudale ne concerne que ses rayons.

Les chiffres exprimant le diamètre de la tête sont trop faibles; le long séjour dans l'alcool a légèrement modifié les dimensions transversales, comme on peut s'en convaincre en se référant aux photographies. Les longueurs par contre ne doivent avoir subi qu'une diminution insignifiante.

Le tronc est mesuré de l'opercule à l'anus.

La nageoire caudale de l'individu II est abîmée à son extrémité. Nous n'avons pas sa mesure exacte. Le chiffre 2,0 indique sa longueur réduite (comprise dans les 40^{mm} donnés pour la longueur totale de l'animal).

Enfin, voici dans quel état ces 3 spécimens ont été laissés: Exemplaire I, intact, dans alcool fort; exemplaire II, tête et corps utilisés pour les coupes horizontales, queue intacte, dans tétraline; exemplaire III, intact, dans tétraline.

CHAPITRE II

Peau,
Organes de sens cutanés et Ligne latérale.

La peau du *Phreatobius* est épaisse, riche en cellules sécrétrices et sans écailles, mais elle ne possède pas de villosités comme celle du *Malapterurus*, sa surface est lisse, les organes sensoriels seuls l'accidentent légèrement. Son épaisseur est variable; c'est au vertex qu'elle offre son maximum: $62\ \mu$ (derme $10\ \mu$, épiderme $52\ \mu$), un peu en arrière des narines postérieures. Sur les joues, l'occiput et le dos, elle est encore assez forte ($54\ \mu$), mais elle décroît sur les flancs et n'est que de $34\ \mu$ sur les parties inférieures (derme $8\ \mu$, épiderme $26\ \mu$). Enfin la peau des nageoires, des barbillons et des lèvres est fine, les éléments cellulaires les plus volumineux (cellules en massues) lui font défaut.

Comparée au diamètre transversal de la tête, l'épaisseur de la peau, prise sur les joues, est plus grande chez le *Phreatobius* que chez le jeune Amiure. Les rapports sont les suivants: *Phreatobius* (4 cm.) $\frac{1}{74}$; *Ameiurus* (8 cm.) $\frac{1}{114}$; (OXNER, 1905).¹

Nous étudierons en premier lieu l'épiderme, puis le derme, enfin les organes de sens cutanés dont la ligne latérale est le type le plus hautement différencié.

EPIDERME.

Si l'on excepte les éléments sensoriels, l'épiderme comprend trois genres de cellules:

1. les cellules en massues;
2. les cellules muqueuses;
3. les cellules épithéliales indifférenciées.

¹ Pour une épaisseur de peau = 1, diamètre de la tête = 74 chez le *Phreatobius*, 114 chez l'*Ameiurus*.

Cellules en massues (Pl. 4, fig. 9).

Ces cellules qui n'ont été remarquées jusqu'ici que chez les Cyclostomes et les Physostomes (Salmonides exceptés) présentent chez le *Phreatobius* un développement très considérable. Elles forment à elles seules le gros de l'épaisseur de l'épiderme. Elles sont ovales, par places même sphériques, le nom de « massues » ne leur convient guère. Leur grand axe, presque toujours perpendiculaire à la surface de la peau, peut atteindre $34\ \mu$, leur petit axe $24\ \mu$ au vertex, région où elles sont le mieux développées; elles occupent donc les $34/52$, soit environ les $2/3$ de l'épaisseur de l'épiderme. Mais à cet endroit, elles forment deux couches, alors que partout ailleurs elles n'en forment qu'une. On peut estimer qu'en moyenne leur hauteur équivaut aux $3/4$ de celle de l'épiderme. OXNER (1905), après avoir étudié ces cellules en détail chez un certain nombre d'espèces, a conclu, un peu prématurément semble-t-il, qu'elles atteignent, dans tous les genres de Poissons qui les possèdent, environ la moitié de l'épaisseur de l'épiderme¹. Les espèces examinées par lui avaient toutes une taille supérieure à celle du *Phreatobius*; il se peut donc que s'il avait effectué ses mesures sur des individus plus petits ou même de semblables dimensions son rapport se serait élevé aux $2/3$ (ou peut-être même aux $3/4$).

Les cellules en massues sont d'habitude binucléées, quelquefois polynucléées. Chez le *Phreatobius*, nous n'avons jamais trouvé plus de 2 noyaux et cela seulement dans les plus grandes d'entr'elles. Ces noyaux ovales atteignent $5,7\ \mu$ de longueur, occupent toujours la partie basale de la cellule et se maintiennent tout près l'un de l'autre. Le protoplasme de la cellule est parcouru par des filaments rayonnant autour des noyaux.

La répartition des massues du *Phreatobius* est conforme à celle que OXNER signale pour les espèces qu'il a étudiées². C'est sur les parties supérieures et latérales que ces cellules sont le plus nombreuses; elles commencent à se clairsemer sur le ventre et surtout sur les nageoires qui n'en portent même plus à leur extrémité (les nageoires paires n'en ont qu'à leur base); enfin, les lèvres, les bar-

¹ Wir können daher sagen dass die Höhe der vollkommen ausgewachsenen Kolbenzellen bei allen Gattungen von Fischen in allen Hautregionen unfähr die Hälfte des Epidermisdurchmessers beträgt. (OXNER, o. c., p. 22.)

² *Silurus glanis*, *Ameiurus nebulosus*, *Phoxinus laevis*.

billons et la fossette mentonnière n'en possèdent point. Comme nous l'avons dit, par places, sur la ligne médiane, elles se superposent et forment ainsi deux assises mais sans régularité, c'est le cas en particulier au vertex, un peu en arrière des yeux, dans l'espace triangulaire délimité par le bord antérieur des masséters. Nous avons déjà signalé le fait que l'épaisseur de l'épiderme dépend essentiellement du degré d'accroissement de ces cellules. Là où elles font défaut, cette épaisseur se trouve réduite de moitié. Ainsi, sur les pectorales (région moyenne) elle n'atteint que $21\ \mu$.

La fonction des massues, d'après OXNER, est à la fois sécrétrice et protectrice. Chez les Anguilles, par exemple, ces cellules (qui naissent dans la couche de Malpighi) sont peu à peu amenées à la surface et là, elles éclatent, déversant à l'extérieur tout leur contenu, devenu muqueux. Comme la membrane fait défaut, c'est la cellule entière qui est évacuée. Ce phénomène contribue à lubrifier le corps de l'animal. Il se produit aussi chez les autres Poissons porteurs de cellules en massues, mais d'une manière beaucoup moins abondante; souvent même cette sécrétion n'est qu'accidentelle. La fonction protectrice, en revanche, est constante. Les massues donnent à la peau une plus grande résistance et en cas de blessure, ce sont elles qui forment l'élément principal du tissu cicatriciel.

Cellules muqueuses (Pl. 4, fig. 9, 12 et 14).

Ces cellules appelées aussi caliciformes (allemand: Becherzellen) sont surtout abondantes dans la cavité buccale et au-dessus de la lèvre supérieure, leur fréquence est moindre sur le reste du corps. Comme le montre la figure, elles ne sont pas disposées régulièrement. Les tentacules de même que les nageoires n'en portent qu'à leur base. Sur le dos, on en compte en moyenne 1250 par mm^2 . Elles ont une forme d'ampoule ouverte à la surface de la peau. Nous n'en avons vu que très peu en voie de formation, c'est-à-dire encore entourées de toutes parts par les cellules épidermiques. La masse protoplasmique forme calotte au gros bout de la cellule. Leur taille varie peu; elles mesurent en moyenne $12 \times 15\ \mu$; (maximum $13 \times 17\ \mu$).

Cellules indifférenciées (Pl. 4, fig. 9, 12 et 14: c. ép.).

Nous désignons sous ce terme toutes les cellules qui entourent celles que nous venons de décrire. Elles forment à la base de l'épi-

derme une assise continue (couche de Malpighi ou de prolifération). Celles qui se trouvent entre les massues sont fortement aplaties, leur noyau même peut prendre la forme d'une semelle; enfin celles qui constituent la zone externe de l'épiderme affectent des formes variées comme l'on peut en juger d'après les figures; la plupart sont aplaties. Le noyaux des cellules indifférenciées peut atteindre la taille de celui des massues.

DERME.

Le derme forme une couche fibreuse assez dense, stratifiée, épaisse en moyenne de 9μ . C'est dans la région dorsale qu'il est le mieux développé; ses fibres s'organisent en faisceaux constituant les mailles du panicule adipeux dont nous avons déjà parlé. Les chromatophores s'insinuent parfois entre ses strates les plus profonds mais on n'en trouve jamais au-dessus de lui, c'est-à-dire dans l'espace très étroit qui le sépare de l'épiderme (comme c'est le cas chez l'Amiure).

Les cellules pigmentaires dont nous avons déjà signalé la présence (chapitre I), sont exclusivement des *mélanophores*. Elles occupent le tissu conjonctif infradermique et, en très petit nombre, la région subdurale, en particulier sous la fontanelle. Leur diamètre peut atteindre 70μ environ. La plupart sont mononucléées. Nous n'avons trouvé que très rarement des individus binucléés (voir Pl. 4, fig. 13) et jamais de figure caryocinétique. Le noyau occupe généralement le centre de la cellule et les grains de mélanine se disposent autour de lui d'une manière rayonnante, en chaînettes, mais sans grande régularité; noyau ovale et non réniforme comme ceux décrits par MURISIER (1921) chez la Truite. Sa longueur s'élève à $7,2\mu$ (celui de la Truite atteint 12μ). Il y a tantôt une, tantôt deux masses nucléolaires toujours très visibles.

La figure 13 (Pl. 3) montre un fragment de peau pris dans la région dorsale, un peu au-devant de la nageoire. Il est vu par sa face interne. Les chromatophores les plus proches du derme sont plus étalés que ceux de la profondeur. L'étalement se produit en règle générale parallèlement à la surface de la peau mais au voisinage des faisceaux dermiques du panicule adipeux, comme on le voit,

quelques mélanophores se développent perpendiculairement aux autres .

Les mélanophores uninucléés se retrouvent essentiellement chez l'embryon. Leur présence, chez le *Phreatobius* tient peut-être à la petite taille de ce Poisson, mais il se peut aussi qu'elle soit l'indice d'une pigmentation récente, accidentellement acquise. En effet, les exemplaires que nous avons examinés ont été tenus quelques semaines en aquarium. La lumière qu'ils ont reçue durant ce court séjour hors de leur citerne a peut-être suffi pour les pigmenter. Ainsi leurs mélanophores n'auraient pas encore acquis le développement que ces cellules présentent chez les Poissons qui en sont normalement pourvus. On sait que la lumière est capable de produire une pigmentation assez rapidement. Un séjour de quelques mois hors des grottes y suffit. C'est le cas chez le Protée, mais sa peau se pigmente très irrégulièrement et selon les observations de SPANDL (1925) on constate, dans une série d'individus soumis aux même éclaircissement, de fortes divergences. Chez nos *Phreatobius*, rien de semblable: tous sont pigmentés au même degré et tout à fait harmonieusement (voir chapitre I, p. 290). Cette coloration nous paraît donc faire réellement partie des caractères du Poisson. L'animal vivant étant rouge sang, elle aura pu facilement échapper à GOELDI qui de plus ne se sera probablement pas servi du microscope binoculaire.

EIGENMANN (1918) ne parle pas de coloration pigmentaire dans sa diagnose; il dit simplement « color uniform ». Nous croyons cependant que l'exemplaire qu'il a décrit possédait une pigmentation semblable à celle des nôtres, c'est-à-dire limitée aux parties supérieures. En effet, sur la tête et le dos du *Phreatobius* figuré par cet auteur (en dessin) dans son mémoire sur les Pygidiidés, quelques marbrures sont indiquées; or ces marbrures sont produites comme nous l'avons dit (chapitre I) par les vaisseaux sanguins cutanés lesquels ne sont visibles qu'aux endroits où ils sont bordés par des mélanophores.

ORGANES SENSORIELS.

Les organes sensoriels de la peau du *Phreatobius* comme de celle de tous les Téléostéens appartiennent à deux systèmes différents

le premier, appelé généralement tactile bien qu'il comprenne aussi les papilles gustatives, est représenté par les terminaisons libres des nerfs cutanés, et par les *bourgeons terminaux* (bourgeons sensitifs) (allemand: Endknospen; anglais: terminal buds); le deuxième comprend tous les organes de la sensibilité rhéotactique: *ligne latérale* et *papilles sensorielles dispersées* innervées par les nerfs (V), VII, IX, X, et dont le centre récepteur se trouve dans le tubercule acoustique de la moelle allongée.

Nos coupes n'étant pas colorées de manière à les rendre apparentes, nous ne pouvons pas dire si les terminaisons nerveuses présentent des particularités intéressantes, si elles sont rares ou abondantes, ni de quelle façon elles s'enchevêtrent. Nous admettrons qu'elles répondent au type habituel et qu'elles fournissent au Poisson qui nous occupe une certaine sensibilité aux pressions localisées (contact de corps durs) et lui transmettent aussi les impressions douloureuses (blessures, etc.).

1. *Bourgeons terminaux.*

Ces organes, très nettement visibles, ont pu être étudiés sans peine. Ils ont comme chez l'Amiure, une forme de poire (voir Pl. 4 et 5: *b*) et occupent la moitié supérieure de l'épiderme à la surface duquel ils font parfois une légère saillie. Une papille dermique les supporte. Leurs dimensions moyennes sont: hauteur, 30 μ ; largeur, 22 μ . Mais ils peuvent atteindre 40 $\times$ 26 μ . (Chez un jeune Amiure de 5 cm., ils ont 70 à 80 μ de longueur.) Leur structure n'offre pas de particularités nouvelles. On constate simplement qu'en raison de leur petite taille, ils ne possèdent qu'un nombre très restreint de cellules. Les cellules sensorielles, c'est-à-dire à bâtonnet (BUGNION, 1873), occupent le centre de l'organe et sont entourées de cellules de soutien, fusiformes, très allongées; enfin, tout autour, les cellules épidermiques se trouvent un peu comprimées (voir coupes horizontales, Pl. 4, fig. 14). Pour les détails de structure, nous renvoyons en particulier aux excellents travaux de HERRICK (1901, 1903 *a*, *b*) et de DOGIEL (1886).

C'est sur les barbillons que les bourgeons terminaux sont de beaucoup le plus abondants. Une coupe transversale, pratiquée dans la moitié basale d'un barbillon mentonnier, peut en présenter jusqu'à 4 à la fois. Les lèvres et la muqueuse buccale en sont

encore richement pourvus, mais sur le reste du corps ils sont beaucoup moins densément répartis. On les trouve jusque sur la nageoire caudale, irrégulièrement disposés, tantôt rapprochés, tantôt espacés les uns des autres, et un peu plus fréquents sur le dos que sur le ventre.

On accorde généralement aux bourgeons terminaux une fonction aussi bien tactile que gustative. Pour PERRIER, par exemple, le bourgeon buccal serait gustatif, le bourgeon épidermique tactile. Mais, comme nous avons pu nous en convaincre encore, ces deux bourgeons sont identiques; de plus, des expériences, faites sur l'Amiure, ont prouvé que le goût peut avoir son siège dans la peau, à n'importe quel endroit. Il est donc plus naturel d'admettre que tous les bourgeons sont gustatifs. Leur rôle tactile, autant que nous sachions, n'a pas encore été démontré expérimentalement; il leur est attribué, semble-t-il, uniquement parce que ce sont des organes cutanés. On crut cependant voir une confirmation de cette double fonction dans le fait que chaque bourgeon reçoit deux sortes de terminaisons nerveuses¹: les unes sont pelotonnées à la base de l'organe, les autres se ramifient autour des cellules sensorielles; mais cette structure se retrouve dans les bourgeons gustatifs du Lapin², bourgeons que l'on a toujours considérés comme ayant une fonction unique. Enfin, les terminaisons du deuxième type sont répandues dans tout l'épiderme (voir plus haut). Cette soi-disant preuve anatomique n'est donc pas bien certaine. Nous estimons que le Poisson pourvu d'un sens rhéotactique affiné n'a guère besoin que d'un toucher diffus. Le goût, par contre, en le renseignant à distance sur la présence de ses proies peut lui être d'une utilité bien supérieure, surtout s'il est privé de la vue. Aussi sommes-nous enclins à attribuer aux bourgeons terminaux une fonction exclusivement gustative.

2. PAPILLES RHÉOTACTIQUES.

A côté des bourgeons terminaux, on observe dans l'épiderme de tous les Téléostéens des organes des sens un peu plus volumineux,

¹ Etabli par DOGIEL pour les b. terminaux de l'*Esturgeon*.

² Etudes de E. JACQUES.

formés également d'un faisceau de cellules à bâtonnets et de cellules de soutien, mais appartenant au système rhéotactique. On les désigne le plus souvent par le terme de mamelons sensoriels parce qu'ils s'élèvent en général au-dessus du niveau de la surface de la peau. Chez les Silures, comme l'a reconnu HERRICK (1903 *a, b*), ces organes se présentent sous deux aspects: 1^o celui du *mamelon* proprement dit (type superficiel); 2^o celui de *fossettes* ou puits (type profond). Cet auteur ayant remarqué entre eux surtout une différence de taille, avait appelé les premiers « *large pit organs* » et les seconds « *small pit organs* ». Cette différence n'est pas assez marquée chez le *Phreatobius* pour qu'il nous soit possible de traduire simplement ces termes. Nous conserverons le nom de mamelons aux organes superficiels et appellerons « *fossettes* » les organes enfoncés. (Nous ne les avons trouvés mentionnés jusqu'ici que dans le travail de HERRICK portant sur l'*Ameiurus nebulosus*.) Ces organes offrent l'un et l'autre un caractère qui les distingue immédiatement des bourgeons terminaux: c'est la présence d'un petit cratère à leur extrémité libre. Leurs cellules sensibles aboutissent au fond d'une dépression de la couche externe de l'épiderme; ainsi les poils sensoriels ne baignent pas en eau libre, si l'on peut dire, mais dans une petite vasque. Ce caractère est présent même dans les mamelons les plus saillants; il s'exagère naturellement dans les organes enfoncés, comme on peut en juger d'après les figures (Pl. 4, fig. 9 et 11).

Les mamelons, chez le *Phreatobius*, ne dépassent que de très peu la surface de l'épiderme, mais comme celle-ci offre autour d'eux une dépression circulaire, ils paraissent former tout de même une petite éminence. Leur base, toujours élargie, repose sur le derme, ils embrassent ainsi toute l'épaisseur de l'épiderme. Les cellules sensibles, cellules à bâtonnet, diffèrent de celles des bourgeons terminaux par un noyau plus volumineux, moins allongé et moins riche en chromatine. On en compte en moyenne 4 par organe (voir coupe parallèle à la surface de la peau, fig. 14), les cils sensoriels paraissent très courts (ils sont du reste rarement visibles). Les cellules de soutien ont leurs noyaux à la base de l'organe; elles s'insinuent entre les cellules sensibles et forment autour d'elles une assise continue (cellules tectrices fusiformes, BUGNION, 1873), leur extrémité distale constitue les parois du cartère. Un espace lymphatique existe toujours autour de ces tectrices. L'*Amiure* le possède et dans les mamelons des « *tactiles ridges* » de l'*Amblyopsis*

spelaeus, il acquiert des dimensions remarquables. (Nous verrons plus loin que les taches sensorielles des canaux céphaliques en sont pourvues également.) Autour et au-dessus de l'espace lymphatique, on remarque une nouvelle assise de cellules tectrices qui forment la saillie du mamelon.

Le nerf traverse le derme puis chemine dans le tissu conjonctif. Nous ne l'avons pas suivi jusqu'au cerveau (cette recherche, étant donné la faible coloration des nerfs, demande un temps considérable). Pourtant, il eût été intéressant d'examiner par régions l'innervation des papilles rhéotactiques et de voir en particulier, si les ramifications d'un nerf donné se rendent indifféremment aux fossettes et aux mamelons. POLLARD (1892) n'a figuré que l'innervation de ces derniers; mais comme les fossettes se trouvent très souvent dans leur voisinage immédiat, il est très probable qu'elles dépendent des mêmes nerfs.

La répartition des mamelons (voir fig. 3) est assez irrégulière. Ils ne se disposent pas en chainettes comme chez les autres Silures, mais suivent approximativement le tracé des canaux céphaliques (au vertex p. ex.). Dans la région thoracique, ils prolongent la ligne latérale mais bientôt, se dispersent en s'espacant de plus en plus, et deviennent très rares dans la moitié postérieure du corps. Enfin, la symétrie bilatérale n'est qu'approchée, on ne peut même plus en parler pour la région caudale, où les organes sont disséminés sans aucun ordre. Le nombre des mamelons est relativement élevé, pour un Poisson de si petite taille. Nous en avons trouvé 20 sur la moitié droite de la tête (du museau au dernier pore). En supposant que du côté gauche il en possède autant, malgré la dissymétrie, cela fait au total 40. Pour le corps, soit du dernier pore à l'anus, nous en comptons $15 \times 2 = 30$. Enfin, la région caudale n'a pu être examinée à fond à ce point de vue; nous estimons à 10 au maximum le nombre total des mamelons (le dernier occupe la base de la nageoire). Ainsi, l'animal entier se trouve avoir 80 de ces organes dont la moitié occupe sa tête.

Les fossettes (Pl. 4, fig. 8 et 10), nous l'avons vu, se distinguent au premier abord des mamelons par leur situation. Elles créent, en effet, une légère invagination de l'épiderme dans le derme. Le cratère, cette fois, ne communique plus avec l'extérieur que par une cheminée évasée dont la longueur équivaut, en moyenne, à l'épaisseur de l'épiderme. L'organe proprement dit n'est pas tou-

jours enfoncé au même degré dans le derme: ainsi aux endroits où le tissu infradermique est très mince, l'invagination se réduit à peu de chose tandis qu'elle est très prononcée là où ce tissu abonde. (Comparer p. ex. Pl. 4, fig. 8, fossette mentonnière, avec fig. 10, fossette du vertex.)

Les cellules sensorielles sont toujours plus courtes que celles des mamelons (environ 2 fois), mais leur nombre est à peu près le même. Elles ont un gros noyau sphérique, très pauvre en chromatine et dont le nucléole est toujours nettement visible. Les poils sensoriels ne se voient que sur certaines coupes où ils apparaissent agglutinés en un faisceau épais. Des cellules de soutien se montrent également entre les cellules sensibles. L'espace lymphatique fait défaut mais on trouve parfois un capillaire circulant dans les parois de la base du tube.

Les fossettes occupent sur la tête les mêmes régions que les mamelons. Elles s'alignent assez régulièrement sur la mâchoire inférieure et sur les arcs branchiostèges. Sur le corps, elles sont disséminées sans ordre. Leur nombre total atteint presque le double de celui des mamelons; voici les chiffres trouvés: ¹ tête, 104; tronc, 34; région caudale, environ 12 si l'on estime un rapport de fréquence égal à celui qu'ils offrent sur le tronc. Nous obtenons ainsi un total de 150. L'extrême irrégularité de la répartition de ces organes ne nous permet pas d'envisager ces chiffres comme une caractéristique de l'espèce. L'individu coupé longitudinalement nous a fourni pour la tête un total plus élevé et avec un rapport numérique différent entre les mamelons et les fossettes. Il possède relativement plus de mamelons (74) et moins de fossettes (86) que son congénère. Le nombre total des organes latéraux de sa tête s'élève donc à 160, tandis qu'il n'est que de 144 (104 + 40), chez celui que nous avons étudié en premier lieu.

Enfin, voici, résumé en un tableau, le dénombrement des papilles rhéotactiques de l'exemplaire figuré ici:

	Tête	Corps	Queue	
Mamelons	40	30	10	80
Fossettes	104	34	12	150
Nombre total des organes				<u>230</u>

¹ Comme précédemment, seule la moitié droite de la tête a été examinée; nous supposons la moitié gauche pourvue d'un nombre égal de ces organes.

LIGNE LATÉRALE.

Nous avons signalé déjà (chapitre I) son extrême réduction. Elle ne comprend, en effet, que des canaux céphaliques se prolongeant quelque peu au-dessus des nageoires pectorales. Le dernier pore qui chez les Silures de plus grande taille se trouve à la racine de la caudale est ici dans la région scapulaire. Comme la ligne latérale se développe d'avant en arrière, nous avons ici l'exemple du maintien d'un état juvénile et non d'une atrophie. Beaucoup de petites espèces de Téléostéens ¹ conservent toute leur vie un canal latéral incomplet. Ce caractère peut même exister chez des espèces de taille moyenne comme le Haréng. S'il frappe chez le *Phreatobius*, c'est parce que ce Poisson est très allongé. Soit dit en passant, nous ne croyons pas qu'il puisse être mis en rapport avec la vie souterraine (bien qu'on le retrouve chez les Amblyopsidés et les Brotulidés).

Les figures 3 et 4 nous épargneront une description détaillée du tracé des canaux. On voit qu'ils se divisent en 2 paires soit 4 tronçons entièrement séparés les uns des autres. La paire supérieure est formée par le « *canal principal* » avec, en avant, sa portion *supra-oculaire* et en arrière, sa *portion scapulaire* représentant le début de la ligne latérale proprement dite. Le premier pore se trouve au côté interne de la narine antérieure; le 2^{me} un peu en arrière de la narine postérieure; le 3^{me}, derrière l'œil et son canalicule forme l'amorce du canal *sub-orbitaire* (beaucoup plus développé chez les autres Silures); enfin 3 pores occupent la région scapulaire à différents niveaux. Le plus bas situé appartient à une petite ramification de la ligne latérale qui peut en compter 5 à 10 chez des espèces plus grandes. Les canaux de la paire inférieure répondent aux *operculo-mandibulaires*, mais comme on voit, ils sont uniquement « *mandibulaires* », la partie portée par l'opercule et qui le plus souvent s'unit au canal principal, fait défaut. Ces canaux portent chacun 4 pores.

Une ligne latérale de ce type représente un schéma des principales directions que suivent les canaux céphaliques. Les complications

¹ *Phoxinus laevis*, *Rhodeus amarus*, *Heptapterus eigenmanni*, *Pareiodon microps*, etc.

apparaissent chez les Poissons de plus grande taille ne les modifient pas.

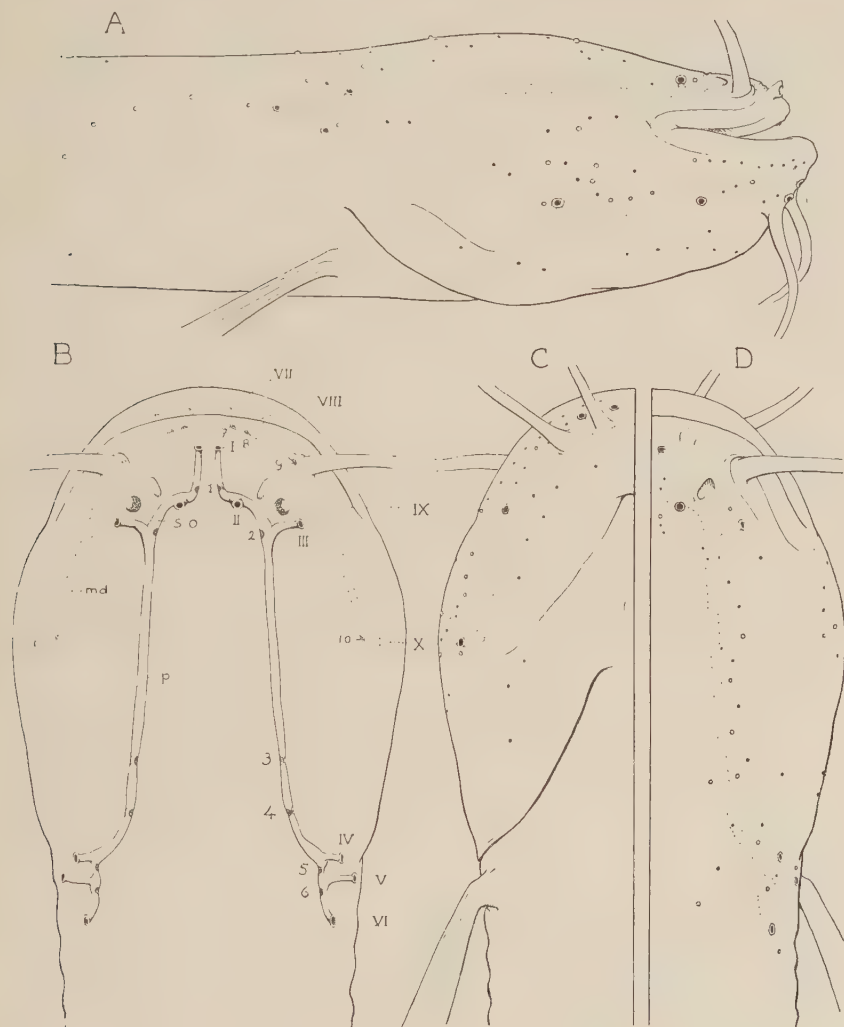


FIG. 3.

Ligne latérale et papilles rhéotactiques. — A, C et D: répartition des mameçons (o) et des fossettes (.) sur la moitié droite de la tête. — B: *md* = canal operculomandibulaire, *p* = canal principal, *s-o* = canal susorbital; pores en chiffres romains, papilles des canaux en chiffres arabes.

En raison du grand développement des masséters, le canal principal se trouve assez profondément situé. Il pénètre dans l'os frontal

après avoir traversé dans toute sa longueur le tissu conjonctif sous-cutané du plafond des capsules nasales. Du frontal, il passe dans le squameux et se trouve ainsi ramené vers la surface du corps. Les branches aboutissant aux pores scapulaires ont une gaine de cartilage partiellement ossifié.

Les pores ont tous à peu près le même diamètre, soit 38μ ($0,038\text{mm}$). Ils sont maintenus béants par un anneau fibreux. Il n'existe pas, à l'orifice, de sphinctère d'occlusion. Le Poisson ne peut ni régler l'entrée de l'eau ni empêcher celle des corps étrangers. (Ce dernier cas ne doit guère être fréquent eu égard à la petitesse de ces pores.) Le diamètre des canaux varie, mais dans de faibles proportions (voir fig. 3), où ces variations ont été notées aussi exactement que possible. On peut l'estimer en moyenne à 50μ .

Les canalicules aboutissant aux pores adoptent chacun une direction particulière. Ceux des pores I et I' sont longitudinaux, ceux des pores II et II' verticaux, ceux des pores III et III' transversaux; ceux des pores mandibulaires et scapulaires ont des directions obliques par rapport aux précédentes. Cette diversité d'orientation doit favoriser l'enregistrement des courants qui viennent frapper le Poisson. De quel côté qu'arrive le flux, il sera capté, c'est-à-dire reçu de front par une des ouvertures du système latéral.

Il existe en tout 20 pores (2×10 symétriquement placés); 14 appartiennent à la tête, 6 à la région scapulaire: $[2(3+4) + (2 \times 3)]$. L'*Heptapterus eigenmanni* (fig. 4) en possède déjà 56, soit 40 sur la tête et 16 sur le corps. (Sur ce dessin nous avons marqué d'une croix les pores qu'on peut considérer comme les homologues de ceux du *Phreatobius*.)

Un examen de quelques Silurides nous a permis de dresser un petit tableau comparatif du nombre de pores. Nous y avons inclus les données recueillies dans les travaux de ALLIS (1904), COLLINGE (1895) et POLLARD (1892). On peut constater que chez les Silures typiques: *Silurus*, *Amiurus*, *Pimelodus*, il se maintient, pour la tête, autour de 50. Les Pimelodes présentent souvent la particularité d'avoir des canaux ramifiés à leur extrémité, c'est pourquoi le nombre de leurs pores peut s'élever assez haut. D'autre part, ce nombre dépend en partie de la taille de l'animal. La ligne latérale progresse assez lentement sur les flancs, du moins chez l'Amiure; chez un jeune individu de 3,5 cm., elle n'atteint à peine le milieu

du corps et ne compte que 6 paires de pores, chez un individu de 9,6 cm., elle n'est pas encore arrivée à la base de la caudale mais possède déjà 25 paires de pores. Sur la tête, il en est tout autrement, le petit exemplaire a déjà presque le nombre normal. L'accroissement du Poisson ne semble le modifier que fort peu. On peut même à ce point de vue comparer l'*Heptapterus* au *Malapterurus*; tous deux ont 40 pores céphaliques bien que le premier n'ait que

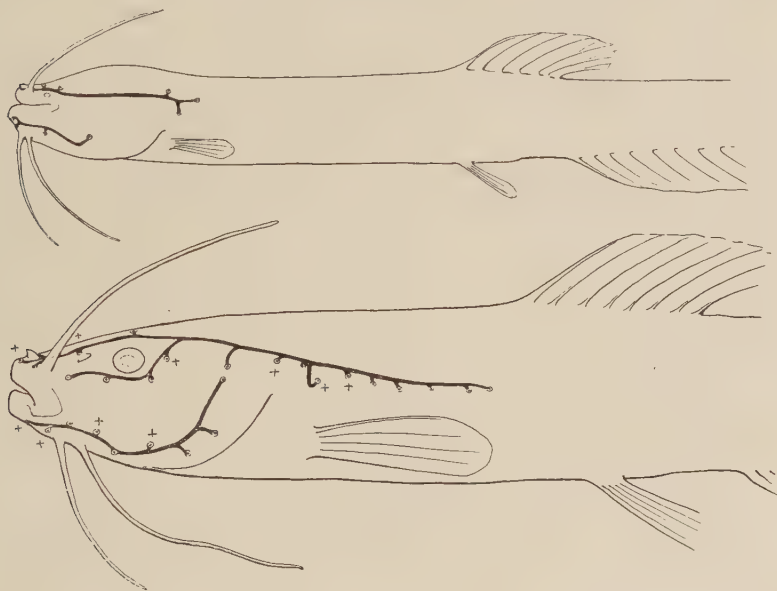


FIG. 4.

Ligne latérale, A du *Phreatobius*, B de l'*Heptapterus* ($\times 4,5$). Les croix indiquent les pores homologues.

0,9 cm. de longueur de tête contre 4,3 pour le second, mais ce dernier a des pores latéraux 10 fois plus nombreux. Le *Pareiodon* a une ligne latérale très réduite, encore à l'état de gouttière sur la plus grande partie des flancs; sa branche operculo-mandibulaire fait défaut et il existe au vertex un pore impair. Enfin, nous avons ajouté à cette liste l'*Amblyopsis*, dont la ligne latérale est réduite à une paire de canaux céphaliques, ne possédant qu'un seul pore, très petit, au-dessus de l'opercule. Ces canaux sont larges et riches en organes de sens. Cette ligne latérale rappelle celle des Macrurides, cités plus haut.

Espèces	Nombre de pores			Total
	Longueur	Tête	Corps	
<i>Phreatobius cisternarum</i> .	4,0	14	6	20
<i>Heptapterus eigenmanni</i> .	6,0	40	16	56
<i>Pimelodus</i> sp. (Collinge) .	—	64	—	—
<i>Ameiurus nebulosus</i> . . .	3,5	44	12	56
» »	4,1	46	18	64
» »	7,0	46	24	70
» »	9,6	46	50	96
<i>Silurus glanis</i> (Allis) . .	—	50	—	—
<i>Saccobranchus fossilis</i> . .	15,3	32	80	112
<i>Clarias angolensis</i> . . .	13,0	34	—	—
» <i>melanoderma</i> . .	24,0	36	78	114
» sp. (Pollard) . .	—	36	—	—
» sp. (Collinge) . .	—	40	—	—
<i>Callichthys</i> sp.	—	28	—	—
<i>Malapterurus electricus</i> .	24,0	40	156	196
<i>Pareidon microps</i> . . .	12,0	13	16	29
<i>Amblyopsis spelaeus</i> . .	8,0	2	0	2

Chez le *Phreatobius*, à chaque pore correspond une papille sensorielle (voir sur le dessin fig. 3; les numéros d'ordre en chiffres arabes: organe 1 correspond au pore I, etc.). Cette papille ne se trouve pas nécessairement dans le voisinage immédiat du pore; elle peut en être même très éloignée (par ex. papille 3). Elle occupe toujours le canal profond entouré d'os ou de cartilage, jamais le canalicule fibreux. Les papilles 1, 2 et 3 sont en arrière du pore qui leur correspond; les papilles 4, 5 et 6, en avant. Dans le canal operculo-mandibulaire la papille 7 est seule en arrière. Ces organes rétrécissent toujours la lumière du canal bien que parfois les parois de celui-ci s'élargissent à leur niveau (Pl. 5, fig. 16). Au point de vue cytologique, nous retrouvons dans les papilles les éléments structuraux des mamelons. Les cellules ciliées y sont cependant moins nombreuses de même que les cellules de soutien dont les noyaux occupent, en rang serré, la base de l'organe. L'espace lymphatique de LEYDIG (1879) est toujours présent. Au-dessus de l'organe, la paroi du tube est épaissie par une assise cellulaire supplémentaire faisant suite à celle qui porte les éléments sensoriels. Cette assise

peut contenir un certain nombre de cellules muqueuses de petite taille (voir organe 5, Pl. 4, fig. 19). Enfin dans ce même organe, on remarque des noyaux sensitifs déformés, paraissant contractés et des corps noirâtres, étoilés, pareils à ceux que LEYDIG a décrits sans se prononcer sur leur nature. Il les nomme « eigenartige eckige Kerne ». Serait-ce des noyaux dégénérés ? La figure 19 (pl. 5), dans ce cas, montrerait divers stades de réduction.

La papille repose sur un coussinet conjonctif. PFÜLLER (1914), dans son travail sur les Macrurides, mentionne ce coussinet comme caractérisant les organes céphaliques de ces Poissons. Ici, il existe sous chaque papille, les scapulaires le possèdent aussi. Le même auteur trouve des cellules ganglionnaires entre les cellules de soutien et les cellules sensibles, sans relever la nouveauté de cette constatation. Pourtant, d'après PLATE, les cellules ganglionnaires seraient toujours extérieures à l'organe, c'est-à-dire en dehors du tissu épithélial auquel il emprunte ses éléments. Elles occupent les ganglions des nerfs de la ligne latérale. On peut donc se demander si l'observation de PFÜLLER est exacte. Nous n'avons pas trouvé dans les organes du *Phreatobius* des cellules capables d'être regardées comme telles.

La figure 16 (Pl. 5), représentant une coupe longitudinale du début du canal supra-orbitaire avec le pore I et la papille 1, donne en même temps un résumé des 3 organes qui ont été décrits. Leurs dimensions relatives ont été respectées. On voit que la papille du canal est de beaucoup la plus volumineuse. Les noyaux des cellules sensitives ont été indiqués en hachures croisées. Notons enfin la gaine d'ostéocartilage qui entoure ce canal jusqu'à peu de distance du pore, et son élargissement au niveau de la papille.

FONCTION DES ORGANES LATÉRAUX.

Il n'entre pas dans le cadre de cette étude d'exposer en détail la question encore débattue du fonctionnement des organes latéraux. Nous en dirons cependant quelques mots ne serait-ce que pour signaler les résultats de certaines expériences faites à ce propos par HOFER (1907), résultats encore peu connus semble-t-il bien qu'ils aient une importance de tout premier ordre.

En qualifiant ces organes de *rhéotactiques* nous avons indiqué

déjà qu'ils enregistrent les mouvements de l'eau. Ce rôle toutefois, n'est pas le seul qui leur soit attribué. Tout récemment encore, nous avons lu dans « la Pêche Illustrée » un article exposant que la ligne latérale renseigne le Poisson non sur les courants, mais uniquement sur les ébranlements de l'eau (vibrations lentes créées par la chute d'un corps quelconque). A l'appui de cette thèse l'auteur¹ de ce travail invoquait les expériences de PARKER (1904) qui, en effet, avaient abouti à ce résultat un peu surprenant. Il ignorait sans doute celles de HOFER qui, deux ans plus tard, restaurait la thèse rhéotactique en démontrant que les courants dont s'était servi PARKER étaient trop forts puisqu'ils entraînaient le Poisson lequel, grâce au fonctionnement de son labyrinthe resté intact (les organes latéraux avaient été cautérisés) était averti de leur présence. Ses expériences menées avec beaucoup de soin, l'avaient amené aux conclusions suivantes :

« Les courants qui viennent frapper le corps du Poisson sont l'excitant propre des organes latéraux. Pour le prouver expérimentalement, il faut n'utiliser que des courants très faibles afin que le labyrinthe ne soit pas impressionné. »

« Les organes latéraux ne sont excités ni par l'attouchement de corps durs (ils n'appartiennent pas à la catégorie des organes du tact), ni par le changement de la pression hydrostatique, ni par les ébranlements de l'eau quelle que soit la fréquence des ondes produites. »

« Seules les pressions adoptant une direction déterminée pendant un certain temps (« Konstante Druckreize ») excitent les organes latéraux. »

« Enfin, l'excitation résulte probablement de la flexion des cils sensoriels sous l'effet du déplacement du mucus contenu dans les canaux. »

HOFER ne distingue pas, au point de vue fonctionnel, les divers types d'organes décrits plus haut. Nous estimons que chacun a un rôle correspondant à sa situation et à sa structure. Ainsi les organes périphériques (mamelons) permettront au Poisson de percevoir les perturbations résultant par exemple du déplacement d'un petit crustacé ou de n'importe quel être aquatique nageant dans son

¹ P. BERTIN. *La ligne latérale des Poissons*. La Pêche Illustrée, N. S., N° 61, mai 1926.

voisinage. Les papilles enfouies dans des canaux seraient influencées seulement par les courants plus étendus et de plus longue durée (les « Konstante Druckreize » de HOFER). Les fossettes répondent-elles à une spécialisation fonctionnelle ? Nous l'ignorons. Il faudrait l'expérimenter mais à cela s'opposent de très grosses difficultés. Ils se peut que les organes superficiels comme les mamelons ¹ subissent par le frottement continu de l'eau, une certaine anesthésie et que c'est pour y échapper qu'ils ont la tendance à s'enfoncer. La fossette, intermédiaire entre le canal et le mamelon réaliserait donc un type plus parfait, plus utile à tous points de vue.

HOFER est peut-être trop absolu en ce qui concerne les ondes. Il semble en effet que les canaux latéraux fermés tels qu'ils se présentent chez les Macrurides et les Amblyopsidés (voir plus haut), doivent être sensibles jusqu'à un certain point aux mêmes excitants que le labyrinthe.

Enfin notons que très probablement ils ressentent, comme ce dernier, les effets d'accélération ou de retard dans la locomotion du Poisson. Ils ne possèdent pas de stalolithes, mais c'est la colonne de mucus qui, grâce à son inertie, se déplacera dans un sens ou dans l'autre suivant le cas.

Nous adoptons ici la thèse rhéotactique qui nous paraît de beaucoup la plus satisfaisante mais sans exclure la possibilité dans certains cas d'une sensibilité aux ondes ².

¹ Les mamelons que nous avons décrits ont déjà leurs cils sensoriels protégés mais cette disposition n'est pas réalisée partout (voir Amphibiens par exemple).

² ESCHER (1925), dans un récent travail portant sur les organes latéraux des Amphibiens, admet les deux thèses. Il dit : *Seitenorgane sind mechanische Sinnesorgane, bestimmt zur Wahrnehmung von Wasserströmungen und Schwingungen. Ihre Funktion ist also der der Sinnesorgane des Ohrs ganz ähnlich.*

CHAPITRE III

Œil et nerf optique.

L'œil est le seul organe du *Phreatobius* présentant des signes certains de dégénérescence. Nous avons vu qu'il est très petit et recouvert par la peau. Ces constatations, toutefois, ne démontrent pas la cécité. Une étude anatomique et histologique s'impose. Nous l'avons entreprise en nous servant essentiellement des coupes transversales et longitudinales pratiquées sur des individus de même taille et peu de temps après leur capture. Elles nous ont fourni des données remarquablement concordantes. Les coupes horizontales faites sur un exemplaire un peu plus grand, déformé par un séjour de 20 ans dans l'alcool, ne sont pas prêtées à une recherche détaillée, elles ont pu cependant nous éclairer sur certains points.

L'étude histologique d'un organe atrophié offre certaines difficultés lorsqu'on ne peut pas suivre les étapes de sa régression. On se trouve en présence de structures « dédifférenciées » dont l'origine n'est pas aisée à établir. On peut se borner à les décrire, sans les nommer. Nous avons préféré les ranger d'emblée sous des dénominations présumant de leur origine, quitte à faire, au cours de l'exposé, les réserves nécessaires. L'œil des trois *Phreatobius* que nous avons étudiés se trouve sensiblement au même stade dégénératif. Nous n'avons donc aucune idée de son mode de régression. Aussi les pages qui suivent poseront-elles plus de problèmes qu'elles n'en peuvent résoudre. Nous espérons toutefois les compléter plus tard, lorsque le *Phreatobius* aura été retrouvé et que l'on en possèdera de jeunes exemplaires.

La très belle étude d'EIGENMANN¹ sur les vertébrés cavernicoles de l'Amérique nous a servi de guide et fourni de précieux sujets de comparaison.

¹ H. C. EIGENMANN. *Cave Vertebrates of America*. Carnegie Institution of Washington, 1909.

Ce chapitre traitera d'abord de l'aspect extérieur de l'œil: situation, dimensions, muscles, puis de sa structure: téguments, assises rétinienne, appareil dioptrique; enfin du nerf optique dont l'état de dégénérescence est d'un intérêt tout particulier.

SITUATION.

Il n'existe pas de cavité orbitaire; l'œil est suspendu dans le tissu conjonctif infra-dermique un peu en arrière de la narine postérieure. Il n'adhère pas à la peau. L'épiderme, au-dessus de lui, ne présente ni invagination, ni amincissement et porte même un mamelon sensoriel (voir Pl. 5, fig. 20). Le derme, en revanche, diminue un peu d'épaisseur et dans l'espace qui le sépare de l'œil, les mélanophores font défaut. Bien que dégénéré, et ne s'appuyant sur aucune pièce osseuse, l'œil a conservé une orientation assez bien définie. Sa calotte externe, libre de pigment, laquelle répond à la région cornéenne, regarde obliquement vers le haut et légèrement vers l'avant. L'angle de l'axe focal, sur un plan horizontal, est de 25 à 30 degrés.

FORME ET DIMENSIONS.

Le globe oculaire est à peu près sphérique. C'est un ellipsoïde à grand axe équatorial. En cela, il se distingue de la plupart des yeux dégénérés qui, d'habitude, se rétrécissent transversalement et prennent un aspect de bulbe ou de figue (voir *Amblyopsis*, *Thyphlichthys*, *Proteus*, etc.).

Mesurés au micromètre sur les coupes transversales, ses diamètres (membranes comprises) atteignent les valeurs suivantes:

	Œil droit	Œil gauche
Sens équatorial	140,8 μ	136,4 μ
Sens focal	132,4 μ	112,2 μ

Les chiffres expriment les diamètres équatoriaux réels tandis qu'ils ne donnent des diamètres focaux qu'une valeur approchée, nécessairement trop élevée. Aucune de nos coupes, en effet, ne passe exactement par le petit axe de l'œil. Cependant on remarquera

que la différence de longueur des deux diamètres est plus accusée à gauche qu'à droite; cela tient au fait que les coupes utilisées n'étaient pas tout à fait perpendiculaires au plan de symétrie de l'animal. Le chiffre 112,2 est très près de répondre à la longueur réelle de l'axe focal de l'œil gauche. On voit en outre qu'il y a une légère différence de taille entre les deux yeux. C'est une anomalie fréquente chez les vertébrés aveugles.

MUSCLES.

Les muscles de l'œil n'ont laissé aucune trace. Nous avons cru tout d'abord pouvoir leur assimiler les bandes de tissu conjonctif serré qui atteignent le globe oculaire dans sa région équatoriale (voir Pl. 5, fig. 20: faisceau conjonctif); mais en les suivant sur plusieurs coupes, nous nous sommes aperçus qu'elles s'écartent de plus en plus de la région comprise entre l'œil et le crâne. La bande supérieure rejoint l'os frontal sans s'y attacher à la manière d'un muscle, la bande inférieure se ramifie à la base du barbillon maxillaire. Ce ne sont donc que des fibres conjonctives appartenant au tissu infradermique.

L'absence de muscles est une des raisons qui nous portent à croire que l'œil dégénère avant d'atteindre son complet développement.

EIGENMANN (1909) a constaté la disparition des muscles oculaires chez le *Typhlichthys subterraneus* (ex. de 20, 25 et 45 mm). Chez l'*Amblyopsis*, ils subsistent mais leur développement est très variable; chez le *Troglichthys*, leur nombre est réduit, ceux qui restent deviennent en partie fibreux¹.

ENVELOPPES EXTERNES.

L'œil du *Phreatobius* est entouré d'une seule membrane répondant exactement à celle que KOHL a décrite chez l'*Ammocoetes* sous le nom de Scléro-choroïde (Sklerochorioid). Elle se compose unique-

¹ Dans les muscles en voie de dégénérescence, la fibre striée est peu à peu remplacée par du tissu conjonctif.

ment de quelques lames de tissu conjonctif. Le cartilage scléral fait défaut, le pigment choroidien également. La sclérotique ne se distingue pas de la choroïde. Ces deux assises n'en forment qu'une. Nous ne savons pas si elles sont distinctes à un stade quelconque du développement embryonnaire.

Sur toute la surface du globe oculaire, cette fine membrane ne comprend que 3 à 4 lames conjonctives pour une épaisseur moyenne de $2,5\ \mu$. Elle s'épaissit au voisinage de l'ora serrata. Mais dans la région cornéenne, elle est difficile à délimiter parce que les tissus sous-jacents, dégénérés, ont pris l'aspect de tissus conjonctifs. La vascularisation est réduite à de rares capillaires circulant entre les lames de la sclérochoroïde et la couche pigmentaire rétinienne.

Chez les Silures, les enveloppes de l'œil sont rarement épaisses, la sclérotique ne porte parfois aucun cartilage, mais elle se distingue de la choroïde. Chez le *Phreatobius*, l'extrême finesse des membranes peut être envisagée comme un caractère dégénératif ou comme une persistance d'un état embryonnaire. Le premier cas serait celui de certains Amblyopsidés tels que le *Typhlichthys subterraneus*, le deuxième, celui de l'*Ammocoetes*.

Il ne faut pas oublier enfin, qu'il s'agit d'un œil de très petite taille qui, lorsqu'il fonctionnait encore, n'avait pas besoin d'être soutenu par des téguments très épais. Cependant l'absence d'une choroïde richement vascularisée demeure un caractère anormal visiblement dégénératif.

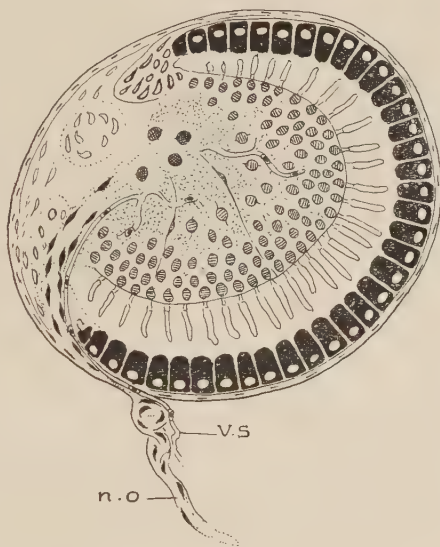


FIG. 5.

Œil, coupe méridienne verticale (demi-schématique). En hachures: noyaux des granuleuses; en hachures croisées: cellules ganglionnaires.

Une hypertrophie des enveloppes peut aussi se produire chez les Poissons aveugles (accumulation de cartilage chez le Sélacien:

Benthobatis moresbyi) ou bien la sclérotique ne se rétrécit pas en proportion du reste de l'œil et conserve d'épais cartilages (*Trogllichthys*, espèce d'Amblyopsidé). Les espèces aveugles d'une même famille peuvent présenter à cet égard de grandes différences.

Le *Gronias nigrilabris*, seul Silure aveugle dont les yeux aient été décrits, possède, selon COPE¹, une sclérotique cartilagineuse. Il serait intéressant d'étudier à ce point de vue le *Cetopsis* et le *Pareiodon microps*, autres Silures dont les yeux sont très réduits.

RÉTINE.

1. Couche pigmentaire (*tapetum nigrum*).

La couche pigmentaire, considérée sur la coupe la plus voisine de l'axe focal occupe les $2/3$ de la circonférence de l'œil. Elle laisse en avant une calotte translucide dont la corde dépasse de beaucoup le diamètre d'une pupille normale, parce que les restes d'iris sont dépourvus de pigment. Elle ne comprend qu'une seule assise de cellules épithéliales dont la base, hexagonale, a 8 à 9 μ de diamètre. Leur hauteur est difficile à préciser, elle atteindrait 13 à 14 μ , si on la limitait à la région remplie de pigment. Mais il se peut que chaque cellule se prolonge entre les cônes et les bâtonnets jusqu'à la limitante externe, comme chez les Poissons normaux. Cette hypothèse, toutefois, nous semble peu probable parce qu'entre ces organes nous n'avons trouvé aucune trace de membranes et jamais de granulations pigmentaires². Ce fait semble indiquer que la vésicule oculaire primitive ne s'est pas fermée entièrement. Les appendices des cellules visuelles pendent alors dans un espace vide séparant les deux feuillets de la rétine, caractère embryonnaire qui

¹ Voir le travail de COPE dans les Proceedings Acad. Nat. Sci. Philadelphie, 1864, p. 231. Référence EIGENMANN.

² On peut se demander si chez les Poissons aveugles, habitués à l'obscurité, une migration du pigment rétinien s'effectue encore, lorsque par hasard ils sont mis au jour. D'après les figures d'EIGENMANN, une gaine de pigment entoure les vestiges de cônes de l'*Amblyopsis*, mais rien n'indique qu'elle se retire sous l'influence de la lumière. Comme la lentille subit une dégénérescence très précoce, la rétine ne doit être que faiblement impressionnée, lorsque le Poisson quitte l'obscurité. La faible lumière qu'elle reçoit est peu propre à déterminer un déplacement des grains de mélanine. Enfin, si ce phénomène se produit encore, nos *Phreatobius* doivent être morts dans l'obscurité.

persiste assez longtemps chez l'*Ammocoetes*, par exemple (STUDNIČKA, 1912).

Le pigment est assez uniformément distribué dans l'espace qu'il occupe. Il se raréfie un peu à la base de la cellule. Il est granulaire, brun foncé (mélanine), ses grains sont distincts, réfringents. Dans les coupes, qui ont une épaisseur dépassant légèrement celle des cellules pigmentaires, le tapetum nigrum paraît en général opaque et ses noyaux sont à peine visibles. Aux figures 20 et 22 (Pl. 5), nous les avons restitués d'après certaines sections privilégiées où ils apparaissent nettement.

Ces noyaux, ovales, ont un grand axe de 4 à 5 μ . Ils occupent généralement la base de la cellule. Leur nucléole forme une tache arrondie, grisâtre.

2. Cônes et bâtonnets.

Les coupes dont nous disposons, colorées à l'hémalum, ne permettent pas de pousser très à fond l'histologie de la rétine. Les connexions cellulaires et autres détails de structures que la méthode de GOLGI eût révélés, nous restent cachés. Toutefois, l'utilisation de l'objectif à immersion nous a permis de faire certaines observations de détail dont nous allons rendre compte.

La région des cônes et des bâtonnets forme sur les coupes un croissant clair, bien délimité, légèrement strié. Vu à un fort grossissement, les éléments de cette striation sont de petits boudins de forme irrégulière, de longueur variable, généralement tordus. Ils paraissent remplis de minuscules tronçons de filament, derniers vestiges d'une bande spiralée peut-être. Des taches claires, ovales, se montrent dans certains d'entre eux. Un seul organe peut en contenir jusqu'à 4. Elles ont l'aspect de vacuoles.

Il est difficile de dire si ces « boudins » sont le reste de cônes ou de bâtonnets. Certains d'entre eux sont coniques et leur base un peu élargie et très proche de la limitante. Ils ressemblent à des cônes privés de leurs éléments internes; d'autres, allongés, cylindriques, répondent plutôt à des bâtonnets, mais ils ont, comparativement aux précédents, une épaisseur beaucoup trop forte¹ — chez les Téléostéens normaux, en effet, il y a une grande différence de diamètre entre les cônes et les bâtonnets —. Un petit espace, où

¹ Sur ce point, ils se rapprochent des bâtonnets des Batraciens.

l'on ne distingue le plus souvent aucun tissu, les sépare de la limitante. Cà et là seulement, s'aperçoivent quelques traces de leur communication avec les noyaux de la granuleuse. Il se peut que tous les appendices soient encore unis à leurs noyaux et que cette apparente interruption soit due à une insuffisante coloration des coupes.

A l'état normal, le cône et le bâtonnet comprennent chacun deux articles : l'interne et l'externe. Dans le cône, l'interne est volumineux, toujours plus large et généralement plus long que l'externe. Dans le bâtonnet, les deux articles ont d'habitude la même largeur, mais l'externe est de beaucoup le plus long. Chez le *Phreatobius*, nous ne remarquons pas cette division. Les appendices visuels sont tous d'une seule venue et semblablement constitués.

En outre, les différences de taille ¹ signalées plus haut ne suffisent pas pour affirmer qu'ils appartiennent aux 2 types habituels. Plusieurs hypothèses se présentent. On peut admettre : 1^o qu'ils sont demeuré à un stade indifférencié, tout en s'allongeant démesurément. Cas peu probable, étant donné la ténuité de leur partie proximale. — Chez le Protée, où ce cas est réalisé, les appendices visuels restent à l'état de coeca obtus, de longueur variable mais inférieure à celle de leurs noyaux. — 2^o qu'ils passent par un stade de complet développement puis s'atrophient. Dans ce cas, il est rationnel de supposer que les éléments visuels les plus volumineux subsistent le plus longtemps. Si les ancêtres du *Phreatobius* ont possédé une rétine de Siluride normal, semblable à celle de l'*Ameiurus*, p. ex., où les bâtonnets sont beaucoup plus grêles que les cônes, on peut admettre que ces derniers seuls ont subsisté, et que l'article externe, très réduit, s'est facilement résorbé. Ainsi les appendices que nous avons décrits seraient des articles internes de cônes, des « ellipsoïdes » ² allongés en dégénérant. Le fait que leur extrémité proximale est à peu près à égale distance de la limitante, confirmerait cette manière de voir (les cônes et les bâtonnets n'occupent pas le même niveau).

Bien que cette dernière hypothèse nous paraisse la plus vraisem-

¹ A ce propos, la figure 20 (Pl. 5) ne renseigne pas exactement. Nous avons dessiné ces appendices tels qu'ils apparaissent à la chambre claire. Plusieurs d'entre eux sont incomplets (sectionnés par le microtome).

² Chez les Téléostéens, l'ellipsoïde occupe la plus grande partie de l'article interne des cônes.

blable, nous voulons en signaler une troisième qui, si elle se vérifiait — par l'étude embryologique par exemple — ne manquerait pas d'intérêt. En consultant le traité de OPPEL, nous avons trouvé des figures de rétines de Poissons abyssaux¹ qui présentent certaines analogies avec celle du *Phreatobius*. Elles possèdent des appendices visuels allongés, tous pareils, et que l'on a déterminé: bâtonnets. Ces bâtonnets ne sont constitués que d'un seul article et leur épaisseur comparée à celle des noyaux est assez forte. Ces Poissons ont un œil adapté à la demi-obscurité des profondeurs marines². Une semblable adaptation pourrait s'être produite dans l'œil du *Phreatobius* avant sa dégénérescence.

Les Amblyopsidés, ne présentent aucune disposition comparable à celle du *Phreatobius*. EIGENMANN, cependant, a déterminé « vestiges de cônes » les seules traces d'appendices visuels qui subsistaient dans la rétine des individus aveugles. Si notre deuxième hypothèse se vérifiait, la présence de ces éléments serait un point commun. Les bâtonnets sont peu nombreux chez le *Chologaster*, Amblyopside dont les yeux fonctionnent encore. L'*Amblyopsis spelaeus* jeune possède des cônes qui, chez l'adulte, se réduisent à des corps ovoïdes entourés de pigment. Chez le *Typhlichthys*, les appendices visuels sont indéterminables; chez le *Troglichthys*, ils semblent avoir complètement disparu.

Ainsi le *Phreatobius* offre un type nettement distinct des Poissons aveugles étudiés jusqu'ici. Ses cellules visuelles persistent plus longtemps que chez eux et possèdent, relativement aux autres parties de la rétine, des dimensions remarquables. Elles se rapprochent davantage de celles des Cyclostomes (voir plus haut: *Ammocoetes*) et ressemblent même sous certains rapports à celles des Batraciens.

3. *Limitante externe.*

Toutes les coupes attestent la présence de cette membrane qui maintient les noyaux des cellules visuelles dans un espace hémisphérique. Elle est extrêmement fine et n'est jamais visible que partiellement. Peut-être est-ce le fait d'une insuffisance de coloration.

¹ OPPEL, o. c., p. 41, fig. 42, 43, 44. Rétines de *Hallicmetus ruber*, *Ichthyococcus ovatus*, *Colonger raniceps* (d'après BRAUER).

² On sait que les bâtonnets sont les organes de la vision crépusculaire.

4. *Granuleuses.*

A partir de la limitante externe, la plus grande partie de l'intérieur de l'œil est occupée par les noyaux des cellules visuelles. Ils appartiennent aux deux granuleuses et représentent donc, du centre à la périphérie: les unipolaires, bipolaires, basales interstitielles, basales externes, enfin les noyaux des cônes et des bâtonnets (granuleuse externe). Toutefois la distinction n'est possible que pour un petit nombre d'entre eux. Ils sont plus serrés au voisinage de la limitante qu'au milieu de l'œil et la plupart sont orientés radiairement. Ils forment environ 5 rangées concentriques. La couche plexiforme externe qui sépare les deux granuleuses semble avoir laissé quelques traces visibles sur certaines coupes, mais si légères qu'elles demeurent problématiques.

Les noyaux touchant la limitante externe ont ça et là une forme de poire; comme c'est chez les Téléostéens, un caractère propre aux noyaux des cônes, nous aurions un témoignage en faveur de la présence de cette sorte d'élément. Au reste, dans une rétine normale, les noyaux les plus voisins de la limitante appartiennent tous aux cônes ¹.

Il y a très peu de différence de taille entre ces divers noyaux. Ceux de la périphérie sont un peu plus petits et plus irrégulièrement formés que ceux du centre. Leur grand axe mesure 4μ , tandis qu'il atteint $5,28\mu$ chez ces derniers, lesquels sont entourés d'une zone claire et présentent à leurs deux bouts un prolongement faiblement indiqué, mais qui permet de les regarder comme des bipolaires. Enfin les noyaux les plus rapprochés de la région cornéenne et qui occupent par rapport aux autres une position relativement excentrique, appartiennent peut-être à la zone ganglionnaire (cellules multipolaires). Ils ont les dimensions des précédents et sont également entourés d'une zone claire.

Telles sont les seules distinctions possibles. Les cellules horizontales (basales interstitielles) n'ont pas laissé de traces. EIGENMANN également ne les a pas trouvés chez les Amblyopsidés aveugles. D'une manière générale, on constate dans les éléments des granuleuses, un degré avancé d'indifférenciation. Les noyaux ont tous

¹ Souvent ils sont engagés dans cette membrane; parfois même, ils se trouvent en dehors d'elle (chez le Barbeau p. ex.).

la même constitution. La chromatine, disposée en taches étoilées unies par des anastomoses, est relativement abondante, plus abondante que dans les noyaux de l'écorce cérébrale, dont ils ont à peu près la taille.

5. Couches réticulaires.

Nous avons dit que la couche réticulaire *externe* n'a laissé que des traces insignifiantes. L'*interne*, en revanche, remplit la partie centrale du globe. Elle entoure les cellules bipolaires (?) et ganglionnaires (?) (fig. 5) et s'étend jusqu'aux tissus qui ont remplacé les organes de l'appareil dioptrique.

Des capillaires sanguins peu nombreux et de diamètre variable, parcourent la couche réticulaire, pénètrent çà et là entre les noyaux des granuleuses, mais n'atteignent pas la limitante externe. Le vaisseau qui les alimente, réduit lui-même à un capillaire, pénètre dans le globe par le bord inférieur de la cupule pigmentaire (région de la fissure choroïdale dont nous parlerons au paragraphe: nerf optique).

6. Couches des fibres du nerf optique.

Cette assise semble avoir entièrement disparu. Chez les Poissons aveugles étudiés par EIGENMANN, c'est une des premières à entrer en régression. Elle s'atrophie même chez le *Chologaster*, l'Amblyopsidé dont l'œil fonctionne encore. On peut se demander dans ce cas de quelle façon sont transmises les impressions visuelles. EIGENMANN n'en parle pas. La *limitante interne* qui clôt la série des couches rétinienne existe peut-être mais, comme le *corps vitré* fait défaut, il est impossible de la distinguer des membranes traversant la région ciliaire.

IRIS ET CRISTALLIN.

Sur les bord de la cupule pigmentaire on remarque une sorte de bourrelet formé d'un amas de cellules conjonctives, à noyaux fuselés. (Pl. 5, fig. 20). On peut l'envisager vraisemblablement comme ébauche d'iris. Il est limité par une fine membrane et n'apparaît nettement qu'au bord supérieur de l'ouverture cornéenne; au bord inférieur, il semble fragmenté et ne se distingue pas sur toutes les coupes. Ce n'est donc plus un bourrelet annulaire. La

forme ovale qu'il affecte par places nous l'a d'abord fait prendre pour un reste de la lentille; mais, comme certaines coupes offrent dans la région cornéenne les traces d'un organe arrondi, il nous semble plus naturel de nommer ce dernier: cristallin, et tout ce qui tient au bord de la cupule: iris.

D'autres coupes ne permettent de distinguer dans la calotte externe de l'œil aucune structure définie, aucun rappel d'organe. Nous ne pouvons donc pas être très affirmatifs. L'organe arrondi que nous avons figuré un peu plus nettement qu'il n'apparaît au microscope, est occupé par un petit nombre de noyaux fuselés et tordus comme ceux de l'iris, plus abondants dans l'œil gauche que dans le droit. Dans ce dernier, il est cependant mieux délimité. Une fine membrane dessine son contour ovale et le relie aux bords de la cupule; mais elle ne se voit que sur deux coupes (transversales N° 98 et 99). Une protubérance, apparente sur la coupe longitudinale N° 56 (Pl. 5, fig. 23) au centre de la calotte libre de pigment, peut être aussi attribuée à un reste de cristallin. Telles sont les seules observations que nous ont permis notre matériel composé, comme on sait, uniquement de Poissons adultes. Nous ne pouvons pas dire si le cristallin a passé par un stade de développement complet. L'absence de toute structure lamelleuse dans les vestiges que nous venons de décrire, nous porte à croire qu'il n'a jamais existé que sous forme d'ébauche, comme chez les Amblyopsidés aveugles. Mais il se peut aussi que l'épiderme ne s'invagine plus dans la vésicule oculaire et que par conséquent le cristallin ne se forme même plus (les traces signalées restent hypothétiques). Ce serait un fait nouveau dans l'histoire des yeux dégénérés, il faut attendre que l'étude embryologique le confirme.

Par cette réduction précoce de l'appareil dioptrique et en particulier du cristallin, le *Phreatobius* ressemble aux autres vertébrés aveugles. RITTER (1893) déjà, a noté que la lentille disparaît toujours avant la rétine. Les études d'EIGENMANN confirmèrent cette observation. Le cas présent est certainement un des plus typiques.

NERF OPTIQUE.

A première vue, le nerf optique semble avoir entièrement disparu: le chiasma n'existe plus, la face postéro-interne du globe

oculaire est parfaitement lisse, la cupule pigmentaire ne s'interrompt nulle part, aucune fibre ne traverse les assises rétinienne. Cependant, si l'on examine attentivement toutes les coupes, on remarque certaines structures qu'il est possible de considérer comme lui appartenant.

Il existe en effet, à 50 μ au-dessous du bord inférieur de la cupule pigmentaire, un petit nerf de la taille de ceux qui se rendent aux papilles sensorielles de la peau. Nous l'avons tout d'abord assimilé à l'un d'eux, mais, peu de temps avant de terminer ce travail, nous nous sommes aperçu qu'il s'attache à la sclérochoroïde et ne se prolonge pas plus loin ¹. Il envoie dans cette membrane quelques-unes de ses fibres, lesquelles ne se remarquent qu'au voisinage immédiat de leur point d'entrée et ne pénètrent pas dans la couche pigmentaire. Extérieurement, le nerf décrit un ou deux méandres serrés, puis s'allonge vers le bas et se perd dans un faisceau dépendant du trijumeau (branches maxillaires, ophtalmiques, nerf du barbillon). Appartient-il réellement à ce complexe ? C'est difficile à dire ; les coupes donnent à ce sujet des renseignements contradictoires et leur coloration relativement faible complique les recherches (les nerfs se distinguent mal du tissu conjonctif). Sur les coupes longitudinales, il s'amincit et semble se terminer en queue de radis, autrement dit s'atrophier, ce serait vraisemblablement un reste de nerf optique. Sur les coupes transversales, d'un côté, il s'applique si étroitement au nerf maxillaire qu'il paraît en dépendre, de l'autre, il se perd dans le tissu conjonctif. On peut donc le considérer soit comme un nerf cornéen, soit comme le reste du nerf optique. La première hypothèse nous paraît peu probable, étant donné l'extrême ténuité des membranes de l'œil, il serait étonnant que leur nerf eût conservé une épaisseur aussi forte. La seconde, en revanche, a quelques chances de se vérifier.

Mais une autre question se présente : par où doit-on faire passer les fibres intra-rétiniennes ? Comme juste au-dessus de l'endroit où le nerf atteint la sclérochoroïde, la couche pigmentaire ne présente aucune modification, on peut supposer que les fibres s'infléchissaient vers la zone externe de l'œil et ne pénétraient dans la rétine qu'une fois arrivées au niveau de la région correspondant à

¹ Un des nerfs des organes sensoriels cutanés frôle cette membrane dans la région supérieure de l'œil.

celle que nous avons appelée la calotte libre de pigment ou encore la calotte cornéenne. La régression de l'œil aurait été inégale: plus rapide dans sa portion inféro-externe qu'ailleurs, de telle façon que l'entrée du nerf se serait trouvée finalement tout près de la pupille — d'une pupille agrandie, il est vrai —. Enfin, il existe dans cette région (précisément au point où le nerf pourrait entrer) un amas de cellules conjonctives qui peuvent représenter les restes de la gaine nerveuse. Ainsi déformé, l'œil aurait pris l'aspect de celui d'un Turbellaire ou d'un Lamellibranche (*Pecten*).

Dans ce qui précède, nous avons supposé que l'œil des individus adultes dont nous disposons a subi au cours de leur développement une réduction de taille en même temps qu'une différenciation partielle. Mais, en considérant la curieuse disposition des fibres décrites ci-dessus, nous inclinons plutôt à penser qu'il est demeuré à un stade embryonnaire ou du moins que sa croissance a été fortement retardée. En effet, on ne comprend pas comment un œil dont une moitié se serait résorbée aurait conservé une forme aussi régulièrement arrondie, et pourquoi le corps vitré n'a pas laissé de traces plus apparentes. Tandis que si l'on admet que cet organe a cessé (ou presque) d'augmenter de volume à un stade précoce de son développement le mode de pénétration des fibres nerveuses devient au contraire assez naturel.

On sait que l'œil est un lobe du cerveau primitif, lobe creux dont l'extrémité se renfle peu à peu pour former la vésicule optique primaire tandis que la base s'allonge en un pédoncule ou tractus optique qui portera les fibres du nerf. La vésicule ne se trouve pas dans le prolongement du tractus, elle est tout entière développée vers le haut alors que celui-ci reste à peu près horizontal; le bulbe oculaire primitif communique donc avec le cerveau par sa base et non par sa face interne — comme ce sera le cas pour l'œil achevé —. Bientôt, sa face externe s'invagine tout en augmentant beaucoup d'épaisseur, le ventricule optique se rétrécit mais une nouvelle cavité le remplace (cavité de la vésicule secondaire). Au début, cette invagination ne transforme pas le bulbe en un calice régulier car elle entame sa face inférieure et se poursuit jusque sur son pédoncule. L'épiderme vient la remplir pour y former l'ébauche de la lentille mais la brèche qui se prolonge sur le tractus reste ouverte assez longtemps. Cette brèche constitue ce qu'on a appelé la *fissure choroïdale* (ou choroïdienne) (Becherspalte).

Au début elle est large et peu profonde, ce n'est pas encore une fissure, mais à mesure que l'œil grandit, elle se rétrécit, ses bords, s'accroissant, se rapprochent et finissent le plus souvent par se souder l'un à l'autre. Chez un certain nombre de Poissons cette fissure laisse quelques traces qui se remarquent dans la région inféro-externe du globe, entre l'orra serrata et le point de sortie du nerf optique.

Chez le *Phreatobius*, la fissure choroïdale est restée à l'état d'ébauche. Sa présence est attestée avant tout par la répartition du pigment rétinien. En effet, si l'on examine l'œil d'un exemplaire immergé dans de la tétraline — liquide qui, comme on sait, a la propriété de rendre transparents les tissus sans affecter les pigments — on constate, au bord inférieur de la cupule noire une brèche assez large mais peu profonde (fig. 6) sur les coupes transversales et longitudinales on voit à cet endroit le pigment se raréfier, la sclérochoroïde s'épaissir et les traces d'iris disparaître. Sur les coupes horizontales, l'enfoncement correspondant à cette « fissure » semble assez nettement marqué (voir Pl. 5, fig. 24 et 25), mais on ne peut pas se faire une idée juste de sa profondeur parce que l'œil est un peu déformé.

A titre de comparaison, nous avons figuré ici la cupule mélanique de l'*Heptapterus eigenmanni* St. et de l'*Ameiurus nebulosus* Les. montrant la fissure choroïdale à différents degrés de rétrécissement. Chez l'*Heptapterus* (fig. 6), Pimélode sud-américain dont les yeux sont recouverts par la peau mais paraissent encore aptes à fonctionner — ils possèdent iris et cristallin —, la fissure choroïdale fait une brèche étroite au bord inférieur de la pupille. Le nerf sort

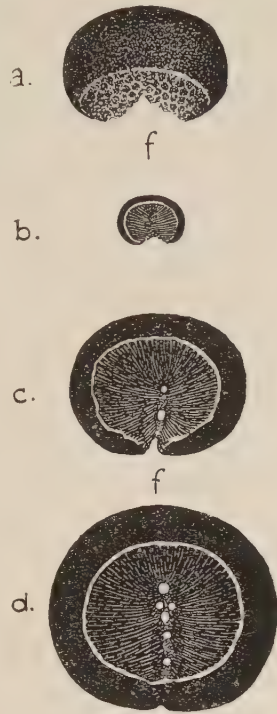


FIG. 6

Phreatobius, a: cupule pigmentaire vue de dessus (Gross. $\times 170$);

b: la même vue de face (Gross. $\times 70$);

c: *Heptapterus eigenmanni*;

d: *Ameiurus nebulosus*.

En b, c et d, le diamètre de l'œil est rapporté à une largeur de tête unique de 225^{mm};

f = fissure choroïdienne.

par deux branches seulement. Ce Poisson est de petite taille; l'exemplaire que nous avons étudié n'a que 6 cm. de long et son œil a un diamètre équatorial de 1 mm. Chez l'*Ameiurus* adulte, d'après DEYL (1895), la fissure ne laisse aucune trace. Sa disparition est cependant assez lente; nous avons encore constaté sa présence (voir fig. 6) chez des individus de 4,5 et 8,3 cm. Elle n'interrompt plus la couche pigmentaire mais la marque d'un sillon très net. Les points de sortie du nerf optique s'échelonnent sur son parcours. Leur nombre est de 6 chez l'exemplaire de 4,5 cm. et de 8 chez celui de 8,3 cm. Il s'élèverait à 10 chez l'adulte.

Les fibres du nerf optique prennent naissance dans le feuillet rétinien. Elles s'engagent dans la fissure choroïdale, puis dans le tractus qui les conduit au cerveau. Au moment où elles se forment, le feuillet a acquis une telle épaisseur que son invagination ne se traduit pas extérieurement par une forte dépression et qu'il occupe la plus grande partie de la vésicule (voir RABL.: *Siredon pisciformis*, fig. 205, 206, dans HERTWIG: Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, Teil 2, p. 208). La fissure est donc très peu profonde et, comme c'est dans la couche la plus voisine de l'ébauche du cristallin¹ que ces fibres apparaissent, on comprend que sur une coupe méridienne, elles puissent avoir une situation à peu de chose près périphérique. L'amas de cellules à noyaux fuselés, mentionnés plus haut, peut donc bien représenter la sortie du nerf. Mais puisqu'il se trouve en même temps dans la fissure choroïdale, il peut s'interpréter aussi bien comme une invagination des membranes. — Ici encore, la coloration des coupes ne permet pas de pousser plus loin l'examen cytologique. — Nous n'avons pas trouvé de fibres unissant cet amas au petit nerf cité plus haut. Au schéma fig. 5, ce raccord a été supposé certain.

Enfin, pour expliquer le brusque tournant des fibres à leur sortie de l'œil nous supposons que l'accroissement en largeur du crâne viscéral a déterminé un renversement du globe oculaire dont l'axe focal, primitivement horizontal, s'est trouvé finalement incliné de 30° environ.

En résumé, on peut admettre:

1° que le nerf optique n'a pas entièrement disparu, mais est réduit

¹ Couche qui, plus tard, sera nommée « interne », mais ici l'emploi de ce terme prêterait à confusion.

à un petit appendice de longueur inférieure au diamètre du globe auquel il s'attache et ne représentant que le dixième environ de ce qu'il devrait être à l'état normal;

2^o qu'il sort de l'œil par une brèche ouverte au bord inférieur de la cupule pigmentaire, brèche représentant la fissure choroïdale à un stade très précoce de sa formation. De ce fait, il n'existe pas de foramen opticum proprement dit; les parties inféro-externes de l'œil — grâce à l'accroissement desquelles la sortie du nerf se trouve peu à peu reléguée au voisinage du pôle interne — ne se développent probablement plus.

Nous sommes certain de la disparition complète de la portion cérébrale du nerf comprenant le chiasma et les fibres s'étendant jusqu'au niveau des capsules olfactives.

La présence de fibres à la base du Thalamencéphale (voir chapitre IV) est l'indice que cette résorption s'est produite sur un nerf entièrement constitué et non sur le pédoncule primitif seulement.

Il convient d'ajouter à cet exposé quelques remarques générales qui permettront de mieux situer le *Phreatobius* dans la série des Vertébrés aveugles. Elles concerneront tout d'abord le nerf optique, enfin l'œil dans son ensemble.

Chez les Vertébrés dont les yeux dégénèrent, le nerf optique s'atrophie d'habitude assez tardivement. Le plus souvent, même s'il subit une régression appréciable, il reste visible durant toute la vie de l'animal et, sans fonctionner, maintient une communication entre l'œil et le cerveau. KOHL (1892)¹ l'avait déjà remarqué. Il place le nerf optique parmi les formations les plus durables; sa régression, selon lui, est parallèle à celle de la rétine. EIGENMANN montra que cette généralisation comporte certaines exceptions; ainsi la rétine du *Chologaster* commence à dégénérer avant la lentille, le nerf optique de l'*Amblyopsis* dans sa portion extraoculaire précède les assises rétinienne sur la voie de l'atrophie. Cependant, il reste bien établi que dans la plupart des cas, ce nerf est lent à régresser et ne disparaît que chez les espèces dont l'œil entier dis-

¹ KOHL, C. *Rudimentäre Wirbelthieraugen*. Bibliotheca Zoologica, Heft 13, 1892; 14, 1893.

Espèces étudiées: *Petromysus Planeri*, *Myxine glutinosa*, *Typhlichthys subterraneus*, *Proteus anguineus*, *Siphonops annulatus*, *Typhlops vermicularis* et *braminus*, *Talpa europaea*.

paraît ou atteint du moins un stade de dégénérescence qui le rend méconnaissable. La résorption partielle est une étape vers l'anéantissement. Or, chez le *Phreatobius*, cette résorption est précoce, elle précède de beaucoup celle de la rétine bien que l'œil ait plutôt les caractéristiques de ceux qui durent (malgré leur état rudimentaire: type *Petromyson*, *Talpa*, etc.). Comme nous l'avons dit plus haut, il est permis de supposer que c'est un nerf optique à peu près normal et non le tractus primitif qui subit l'atrophie¹. D'autre part, ce phénomène apparaît alors que l'œil est encore susceptible d'un certain accroissement. En effet, les yeux du grand exemplaire utilisé pour les coupes horizontales sont plus grands que ceux des 2 exemplaires de taille moindre (utilisés pour les coupes transversales et longitudinales). Peut-être est-ce un hasard; les organes atrophiés présentent, comme on sait, de fortes variations individuelles, cependant, le fait demeure assez frappant pour pouvoir être interprété dans ce sens.

Nous avons recherché dans les travaux des auteurs susmentionnés ainsi que dans ceux de FRANZ (1913), RITTER (1893) et d'autres quels sont les Vertébrés aveugles chez lesquels l'atrophie du nerf² se produit. La liste que nous donnons est certainement incomplète par suite de l'insuffisance des renseignements. Nous y avons inclus 2 espèces examinées par nous.

- TÉLÉOSTÉENS: *Amblyopsis spelaeus* de Kay.
Troglichthys rosae Forbes.
Stygicola dentata Gill.
Typhlobagrus kronei Ribeiro.
Phreatobius cisternarum Goeldi.
Pareiodon microps Kner.
- AMPHIBIENS: *Siphonops annulatus* Spix.
- REPTILES: *Rhineura floridana* Baird.
- MAMMIFÈRES: *Notoryctes typhlops*, Stirling.

Chez les trois premiers Poissons indiqués sur cette liste, la dégénérescence du nerf optique a été suivie de près par EIGENMANN

¹ Nous avons vu que les fibres du nerf optique ont un développement centripète.

² Par atrophie nous entendons la disparition partielle ou totale qui rompt toute communication entre l'œil et le cerveau.

(1909). *Amblyopsis* et *Stygicola* présentent un état de réduction plus avancé que *Troglichthys*. Chez l'*Amblyopsis*, les fibres nerveuses envahissent le tractus lorsque l'embryon a environ 5 mm de long. Elles atteignent rapidement leur maximum de développement puis lentement se désagrègent. Elles peuvent encore être suivies jusqu'au cerveau lorsque le Poisson a 25 mm. Mais leurs enveloppes subsistent et ce n'est que lorsqu'il a atteint sa taille d'adulte que la communication oculo-cérébrale est rompue. A ce moment la rétine est déjà fortement désorganisée. C'est la portion intrarétinienne des fibres qui disparaît la dernière.

Le nerf du *Stygicola dentata* passe par un stade de développement normal puis s'amincit progressivement et disparaît à un moment où la rétine a déjà subi une notable réduction. Il laisse des traces à l'intérieur de l'œil jusqu'aux dernières étapes de dégénérescence de cet organe.

Chez le *Troglichthys* la réduction du nerf est plus lente semble-t-il. Les parties moyennes disparaissent les premières mais ses extrémités restent visibles.

Les trois autres Poissons appartiennent au sous-ordre des Siluroïdes¹. Le *Typhlobagrus kroni* est de tous les Vertébrés de cette liste celui dont les yeux subissent la dégénérescence la plus hâtive; chez la plupart des individus examinés, ces organes et leur nerf avaient totalement disparu. Une petite fente dans l'épiderme indiquait seule la place jadis occupée par l'œil. Le moment de la dégénérescence n'a pas été établi; on ne sait pas non plus si le nerf disparaît avant le globe ou s'il se résorbe seulement au moment où ce dernier a perdu ses éléments caractéristiques. RIBEIRO et EIGENMANN n'ont disséqué que des adultes, autant que nous sachions.

Le *Pareiodon microps* fait partie de la famille des *Pygidiidae*. Ses yeux n'ont pas encore été étudiés en détail. Nous avons examiné à la dissection ceux d'un exemplaire de 12,5 cm. conservé dans l'alcool. Ce sont de petites vésicules pigmentées de 1,2 mm de diamètre possédant iris et cristallin, mais cachées sous la peau.

¹ Nous donnerons plus loin (au chapitre « Conclusions ») la liste des Siluroïdes mentionnés comme aveugles dans les ouvrages. Il est très probable que parmi les nombreuses espèces qu'elle renferme, plusieurs présenteraient une atrophie précoce du nerf optique. Les études anatomiques manquent.

Le nerf optique est introuvable: plus trace de chiasma, sa portion cérébrale comme chez le *Phreatobius* a certainement disparu. Les lobes optiques, soit dit en passant, sont encore bien conservés, mais leur volume n'équivaut qu'au tiers ou tout au plus à la moitié de celui des hémisphères.

Un Siluride également sud-américain et ressemblant extérieurement au *Pareiodon*, le *Cetopsis caecutiens* a, comme lui, un œil fortement réduit et recouvert par la peau, mais son nerf optique, quoique très mince, peut être encore suivi sur tout son parcours (individu examiné: long. 16 cm.).

Le *Siphonops annulatus* est un Gymnophione brésilien. KOHL a trouvé chez lui des traces du nerf optique seulement au voisinage de l'œil et jamais dans la région cérébrale. Le chiasma n'existe plus chez les individus adultes qu'il a étudiés. Les fibres intrarétiniennes, en revanche, sont encore très apparentes, elles sortent par un *foramen opticum* normalement constitué. Les Amphibiens aveugles tels que *Proteus*, *Typhlomolge*, *Typhlotriton*, conservent leur nerf optique.

Le *Rhineura floridana* est un Orvet dont la cécité remonterait au Tertiaire. Son œil étudié par EIGENMANN prend en s'atrophiant une forme de figue allongée. Il ne possède pas d'éléments visuels et la couche des fibres optiques n'est pas nettement marquée. Les fibres du nerf ne se remarquent que dans la région où elles traversent la rétine et la couche pigmentaire; elles se prolongent un peu au-delà mais n'atteignent pas le cerveau.

Le *Notoryctes Typhlops* est un petit mammifère ressemblant à une Taupe, mais appartenant au groupe des Marsupiaux. Son œil atteint un degré très avancé de dégénérescence. Les exemplaires étudiés par SWEET ne présentaient ni cristallin, ni iris, ni corps vitré; les appendices visuels manquaient également. Il ne restait qu'une masse rétinienne mal différenciée entourée d'une épaisse couche pigmentaire. Les fibres du nerf n'ont laissé que des traces problématiques et à l'intérieur de l'œil seulement. Cet œil, comme le fait remarquer FRANZ, est un des plus rudimentaires que l'on connaisse.

Cet aperçu montre bien que l'atrophie du nerf optique se produit avant tout chez des animaux dont l'œil dégénère le plus fortement. On voit cependant que déjà le *Siphonops*, puis surtout le *Phreatobius* et le *Pareiodon* font exception à cette règle. Leurs yeux, au moment

où ils cessent de communiquer avec le cerveau, sont encore relativement bien constitués. Ceux du *Pareiodon* notamment, semblent même normaux, extérieurement du moins; ils frappent simplement par leur très petite taille. Ceux du *Phreatobius*, comme nous l'avons vu, sont avant tout retardés mais leurs cellules rétiniennes et en particulier leurs appendices visuels sont mieux différenciés que chez les *Amblyopsidés*. *Amblyopsis* et *Troplichthys*, lorsque leur nerf optique disparaît ont un œil déjà fortement dégénéré.

Ainsi, la précocité relative de cette atrophie est assez particulière aux Silures. Il semble qu'on puisse l'attribuer au fait que chez ces Poissons les yeux sont généralement de petite taille et assez éloignés de leur point d'origine (cerveau moyen). Le nerf est donc très long (chez le *glanis* p. ex., il atteint 7 fois le diamètre de l'œil) et très mince. Nous nous imaginons que lorsqu'un retard de développement se produit déjà chez l'embryon, le nerf ne s'allonge plus autant que l'exigerait l'écartement croissant de l'œil. Il est fort possible que chez le *Phreatobius* p. ex. l'œil cesse (ou peu s'en faut) de se développer à un moment où, bien que touchant la peau, il n'est pas encore très éloigné du thalamencéphale. L'animal augmentant de taille, l'œil, pris dans le tissu sous-cutané, est peu à peu écarté du cerveau. Son pédoncule doit s'allonger en proportion mais, si la multiplication des cellules est retardée, il finira par se rompre ou du moins il sera mis dans un état d'étiement qui favorisera sa résorption¹. L'œil, de son côté, s'enfonce un peu (même beaucoup chez *Amblyopsis* p. ex.) et c'est ainsi qu'il finit par n'être qu'une sorte d'épave flottant dans le tissu conjonctif. Il demeure en dessous de l'endroit de la peau où il devrait s'être fixé. Cette condition est réalisée dans la plupart des cas, mais la résorption du nerf, comme on voit, ne l'accompagne pas toujours. Il semble donc que des raisons mécaniques peuvent rendre compte de certaines divergences relatives au mode de régression des parties de l'œil et notamment du nerf optique.

¹ Cette séparation (d'avec le cerveau) n'empêche pas l'œil d'augmenter encore de volume, car ce phénomène dépend de sa nutrition. Les expériences d'UHLENHUTH et d'autres ont montré que l'œil transplanté, s'il commence par dégénérer, régénère bientôt grâce à la circulation sanguine rapidement rétablie. Le nerf optique lui-même régénère.

RÉSUMÉ.

Les caractères de l'œil du *Phreatobius* peuvent être résumés de la manière suivante:

L'œil est recouvert par la peau, mais il reste visible grâce au fait qu'elle est dépourvue de pigment juste au-dessus de lui.

Son plus grand diamètre n'atteint que le 25^{me} de la largeur maximum de la tête.

Sa forme est celle d'un ellipsoïde: l'axe focal est égal aux $4/5$ environ de l'axe équatorial.

Muscles: aucune trace certaine.

Enveloppes: sclérotique et choroïde représentée par une seule membrane (scléro-choroïde), formée de quelques lames conjonctives. Absence d'éléments cartilagineux; pas de pigment; vascularisation réduite à de rares capillaires circulant entre la membrane et le tapetum nigrum rétinien.

Couche pigmentaire: cupule mélanique largement ouverte, marquée à son bord inférieur d'une brèche répondant à la *fissure choroïdienne* restée aux premiers stades de sa formation. Couche formée de cellules hexagonales de $8-9\mu$ de diamètre, n'offrant aucun prolongement visible entre les appendices visuels.

Cônes et bâtonnets: pas de distinction possible; appendices allongés représentant peut-être les ellipsoïdes de cônes incomplètement différenciés et en voie de régression.

Granuleuses: réunies en une seule assise. Les noyaux de $4-5,28\mu$ orientés pour la plupart radiairement, forment en profondeur cinq rangées (très irrégulières); ça et là, près de la limitante, un noyau piriforme de cône, bipolaires reconnaissables.

Couches réticulaires: externe à peine ébauchée; interne s'étendant du milieu de l'œil à son diamètre iridien.

Couche ganglionnaire (?): quelques cellules irrégulièrement disposées au voisinage de la fissure choroïdale et de l'iris.

Couche des fibres optiques: absente (disparue ou jamais différenciée ?)

Iris: se distingue à peine des tissus occupant la calotte cornéenne; bourrelet non pigmenté, interrompu par la fissure choroïdale.

Cristallin: traces probables, fortement indifférenciées.

Corps vitré: absent (traces problématiques sur 2 coupes seulement).

Nerf optique: presque entièrement disparu (voir résumé, p. 326), sort de l'œil par la fissure choroïdale.

L'ensemble de ces caractères donne à l'œil un aspect particulier qui le distingue immédiatement des yeux dégénérés étudiés jusqu'ici. Nous avons relevé sa forme aplatie dans le sens de l'axe focal, la grande ouverture de sa cupule pigmentaire, le développement des appendices visuels mais ces caractères trouvent leurs semblables tandis que le mode de sortie des fibres du nerf optique, tel que nous l'avons décrit en dernier lieu, n'a pas encore été observé (autant que nous sachions). Il nous oblige à supposer que l'œil, au point de vue de sa structure générale, n'a jamais dépassé le stade correspondant au début de l'invagination du feuillet rétinien. KOHL (*o. c.*) crut voir un semblable arrêt de développement chez le *Troglichthys rosae* (par erreur il l'a décrit sous le nom de *Typhlichthys subterraneus*), mais EIGENMANN montra que son interprétation était inexacte parce qu'il avait fait de nombreuses confusions en déterminant les diverses assises de l'œil. Au reste, d'après les figures, le nerf traverse franchement la rétine ce qui prouve que la fissure choroïdale s'est approfondie et peut-être même refermée. Le *Troglichthys* ne peut donc se comparer au *Phreatobius* sous ce rapport. En parcourant les ouvrages, nous n'avons trouvé aucun œil dégénéré offrant ce caractère embryonnaire. Tous, à en juger la position des fibres intrarétiniennes, sont des vésicules secondaires, plus avancées dans leur croissance. Parfois même, le nerf sort nettement au pôle interne et sur une coupe verticale passant par l'axe focal, les fibres intrarétiniennes partagent le globe en deux moitiés à peu près égales (voir *Proteus*, *Typhlomolge*, *Amblyopsis*).

Dire que l'œil est resté au stade embryonnaire que nous venons de définir n'est cependant pas tout à fait exact. En effet, une différenciation partielle des assises a eu lieu, une augmentation de volume également et ainsi l'organe ne représente plus une simple vésicule primitive. Comme l'a très justement remarqué EIGENMANN, l'œil dégénéré ou rudimentaire est une nouvelle formation, son développement, comparé à celui de l'œil normal, est simplifié, non arrêté. Un retard ou arrêt de développement existe en ce sens que la multiplication des cellules se ralentit ou cesse complètement, mais ce phénomène n'empêche pas la différenciation des parties

restantes. Enfin la persistance de certains caractères embryonnaires n'est pas exclue. En ce qui concerne le *Phreatobius*, il ne faut pas oublier, dans les comparaisons, que son œil est un des plus petits qui aient été décrits. On comprend mieux, de ce fait, qu'il ait pu conserver dans ses rapports avec le nerf optique une disposition embryonnaire.

L'œil réduit d'un Vertébré adulte possède des formations indifférenciées (retardées) et des formations différenciées, c'est-à-dire ayant passé au cours du développement par un stade d'organisation plus parfait; parmi ces dernières, on peut ranger les formations atrophiées et celles qui disparaissent totalement ¹ (dégénérescence actuelle, EIGENMANN). La distinction n'en est pas toujours facile, si l'on n'a pas le matériel permettant l'étude embryologique; cependant, par comparaison, on peut arriver à une certaine approximation.

Nous proposons pour le *Phreatobius* le classement suivant:

a) *Caractères embryonnaires* (formations indifférenciées):

disposition des fibres intraoculaires du nerf optique; (témoigne du fait que la cavité secondaire de l'œil s'est à peine creusée);
fissure choroïdale;
sclérochoroïde, comparable à celle de l'*Ammocoetes*.

b) *Caractères témoignant d'une dégénérescence actuelle* (formations différenciées):

Cristallin;

on peut admettre qu'il se forme puis régresse, comme chez l'*Amblyopsis*, avant d'avoir atteint son stade de différenciation cellulaire (au moment où il se sépare de l'épiderme dont il est issu, sa taille est, par rapport au reste de l'œil, plus forte que celle du petit amas qui semble le représenter ici).

Iris ou *orra serrata*;

l'inflexion brusque qui marque la limite entre le feuillet

¹ Nous nous plaçons ici uniquement au point de vue ontogénétique. Il est clair, qu'au point de vue phylogénétique toutes les parties ont plus ou moins subi l'atrophie.

pigmentaire et le feuillet rétinien a dû être plus nettement formée. Telle que nous la voyons, elle paraît avoir participé à la désorganisation de toute la région pupillaire et cornéenne. Nous ne pensons pas, cependant, qu'un iris proprement dit se constitue.

Appendices visuels;

nous avons montré que leur forme et certains détails de leur structure font supposer qu'ils passent par un stade d'organisation plus parfaite.

Rétine;

dans son ensemble, elle doit avoir eu un moment de différenciation plus nette, en particulier en ce qui concerne les couches 9 et 10: cellules multipolaires (ganglionnaires) et couche des fibres optiques.

Portion intrarétinienne du nerf optique et portion oculaire du tractus.

Enfin l'atrophie et la dédifférenciation ont provoqué la disparition de la plus grande partie du nerf optique et quant aux muscles oculaires, il est impossible de dire s'ils sont encore ébauchés au cours du développement.

Ce classement est provisoire; nous nous réservons de le modifier plus tard, si jamais on retrouve des *Phreatobius*. En outre, il ne concerne que l'adulte, or l'âge doit modifier incessamment les parties de l'œil¹. Enfin des divergences individuelles sont tout à fait possibles. Nous sommes étonnés cependant d'avoir trouvé chez les 5 exemplaires étudiés des yeux à peu près identiques: quelques différences de taille, mais ne répondant pas à des modifications internes appréciables (du moins chez les trois exemplaires mis en coupes). Les caractères que nous avons décrits présentent donc une certaine stabilité. En cela aussi, le *Phreatobius* se distingue des Amblyopsidés. EIGENMANN a fait voir que chez l'*Amblyopsis*

¹ Pour être précis dans les comparaisons, à cause des variations spécifiques de la dégénérescence actuelle, il faudrait toujours connaître l'âge des sujets mis en présence. Heureusement que dans la plupart des cas, cette dégénérescence est très lente, souvent même imperceptible, on peut donc, en général, parler « d'états adultes » comparables entre eux.

spelaeus la dégénérescence de l'œil varie d'un individu à l'autre et que même chez un individu donné il peut exister entre l'œil droit et l'œil gauche de notables différences. Sa reconstitution des phases du développement et de la régression oculaire ne donne que le mode moyen suivi par l'espèce car il est clair qu'on ne peut pas observer les changements histologiques qui s'opèrent dans l'œil d'un exemplaire unique. Cette moyenne permet certaines généralisations, mais qui, en face de processus aussi capricieux, ne peuvent être poussées très loin.

Les auteurs qui se sont occupés de la question ont cherché à tirer de leurs observations des conclusions générales. Ils ont essayé de retracer l'histoire de la dégénérescence oculaire en s'appuyant sur le transformisme: histoire de la dégénérescence phylogénétique, c'est-à-dire manifestée au cours des générations par un retard de développement de plus en plus marqué et de la dégénérescence ontogénétique ou actuelle que nous pouvons observer dans chaque individu. Il n'entre pas dans le cadre de notre étude d'aborder la question de la dégénérescence phylogénétique. Mais, en terminant ce chapitre, nous nous proposons de donner un bref aperçu des observations faites sur la dégénérescence ontogénétique.

Pour KOHL (1892) l'œil rudimentaire, tel que nous le voyons, est le produit d'une longue série de retards de développement (*Hemmungen*).¹ Il n'atteint plus sa taille normale et demeure à un état embryonnaire plus ou moins précoce selon l'espèce. L'arrêt de développement est toujours précédé d'un ralentissement. Une fois que l'œil a atteint son optimum, il peut entrer lentement en régression. La dégénérescence peut l'affecter tout entier ou seulement dans l'une ou l'autre de ses parties. Le plus souvent, cette atrophie actuelle est très faible, l'œil reste simplement au stade auquel son développement s'est arrêté. « Am häufigsten handelt es sich um ein einfaches Stehenbleiben auf einer mehr oder weniger niedrigen Stufe ».

Cependant, le ralentissement et l'arrêt de croissance n'atteignent pas toutes les formations au même moment. Les formations acces-

¹ KOHL, *o. c.*, p. 266: Man hat es also bei den « rudimentären » Augen mit einer im Verlauf der Artenentwicklung eintretenden Verkümmerng zu tun, die man im Allgemeinen als Rückbildung bezeichnen mag, wenn man dabei nur festhält, dass diese nicht anders ist, als das Resultat einer langen Reihe von *Hemmungen*.

soires, ou que cet auteur estime moins importantes à la fonction visuelle, sont frappées les premières. Il en est ainsi de l'appareil dioptrique: la cornée, l'humeur aqueuse et le corps vitré tout d'abord, puis de la lentille « parce qu'elle n'est pas absolument indispensable à la vision ». La rétine et le nerf optique sont les plus durables. Comme les structures dites accessoires se forment après les essentielles, la dégénérescence actuelle suivrait l'ordre inverse du développement.

La dégénérescence consiste avant tout en une destruction des éléments et s'accompagne d'une intrusion de tissu conjonctif.

RITTER (1893) dans une étude du *Typhlogobius californensis*, parue en 1893, fait quelques remarques sur la rudimentation en général. Il constate que dans l'ensemble, la dégénérescence oculaire suit, chez les Vertébrés, le même mode, mais il estime peu fondée l'hypothèse selon laquelle elle s'effectuerait selon l'ordre inverse du développement. Il cite des cas probants de dégénérescence ontogénétique tels l'augmentation anormale du pigment et sa présence à des endroits où l'œil normal n'en a jamais. Enfin il constate que l'œil est sujet à de grandes variations individuelles portant sur la forme le degré de différenciation et la taille.

EIGENMANN (1899) estime les vues de KOHL un peu trop théoriques. Nous avons signalé déjà certaines des objections de détail qu'il fait à cet auteur. Il ne croit pas que la dégénérescence atteigne les structures dans l'ordre inverse de leur apparition. Pour lui l'œil rudimentaire n'est pas simplement arrêté dans son développement. C'est un organe à part, du moins chez les Amblyopsidés: « The process of degeneration as seen in the Amblyopsidae is in the first instance one of growing smaller and simpler — not a cutting off of the late stages in the development ». L'œil tend à acquérir sa condition rudimentaire par la voie la plus directe, en brûlant les étapes, si l'on peut dire. Le retard et l'arrêt de développement ne concernent que la multiplication des cellules. Ce phénomène apparaît d'autant plus tôt que l'œil est plus réduit chez l'adulte. La dégénérescence ne s'accompagne pas d'une intrusion de cellules conjonctives, c'est uniquement un dépérissement ou, partiellement, une résorption.

FRANZ (1913), après avoir résumé les caractères régressifs les plus fréquemment observés, constate que l'œil, dans son ensemble, ne peut jamais être considéré comme arrêté à un stade quelconque

de son développement; cet arrêt n'est vrai que pour certaines de ses parties (cristallin de structure embryonnaire, persistance du ventricule du bulbe primitif, entre le feuillet pigmentaire et le feuillet rétinien, etc.). Pour lui, il n'existe aucun fait à l'appui de la « rudimentation par involution »¹, mais en revanche la rudimentation par cénogénèse, c'est-à-dire résultant d'un nouveau mode de développement (mode simplifié, reconnu par EIGENMANN) est tout à fait générale.

L'œil du *Phreatobius* a certainement un développement cénogénétique. Nous avons montré que ses assises sont en partie indifférenciées, en partie dégénérées et que leur croissance a été très inégale. Si cet œil présente de multiples analogies avec ceux des autres Vertébrés aveugles, il n'en constitue pas moins dans son ensemble un organe à part d'un type nouveau. Il doit son originalité avant tout à la résorption précoce du nerf optique et à l'état embryonnaire de la fissure choroïdale qui oblige les fibres du nerf à passer par le bord inférieur de la cupule pigmentaire le dernier trait, autant que nous sachions, n'a été observé dans aucun autre œil dégénéré.

CHAPITRE IV.

Encéphale.

I. GÉNÉRALITÉS.

Vu la rareté du matériel, nous n'avons pas pu faire de préparation anatomique du cerveau. Il nous a fallu le reconstruire en confrontant les coupes transversales et longitudinales. Pour obtenir une restitution aussi fidèle que possible des volumes, nous avons d'abord fait, d'après ces coupes, deux séries d'esquisses à la chambre claire, puis établi une maquette en plastiline, en utilisant les nombreux repères qu'elles nous fournissaient. Cette maquette est représentée à la planche 6, fig. 26.

¹ « Umgekehrte zurückläufige Entwicklung ».

Ce cerveau, remarquablement volumineux, est caractérisé par son aplatissement dorsoventral, la réduction des lobes optiques, le développement des hémisphères et la brièveté du tractus olfactif. Ses dimensions sont les suivantes:

Longueur totale (extr. ant. lobes olf.-trou occipital)	2,7 mm
Longueur réduite ¹ (diminuée de celle des lobes olfactifs).	2,5 mm
Largeur maxima (au mésencéphale)	1,15 mm
Hauteur maxima (hypophyse-cervelet) . . .	0,67 mm

Si l'on compare la longueur de l'encéphale à celle du corps (museau à extrémité queue) dans une série de Silurides appartenant à différentes sous-familles, on est frappé de ne trouver que de faibles divergences. Les variations de forme et de taille se font à peine sentir. En effet, sur 10 Silures² de taille moyenne, les rapports vont du 13^{me} au 16^{me}. Or le *Phreatobius*, malgré son extrême allongement, ne s'écarte pas de la moyenne. Son cerveau occupe le 14^{me} de la longueur de son corps. Il faut donc que cet organe ait chez lui des dimensions relativement plus grandes que chez ses congénères. Ces dimensions sont encore mieux mises en valeur si on les compare à celles de la tête. On obtient ainsi un peu plus des 2/3 soit le 68 % chez lui; le 30 % seulement chez l'*Ameiurus* (exemplaire de 12 cm.).

Nous n'accordons pas à ces chiffres d'autre importance que celle de préciser les comparaisons. Il est évident que, pour en tirer des conclusions générales, il faudrait établir un très grand nombre de rapports, grouper les individus d'après leur forme et leur taille, ou même comparer les volumes plutôt que les longueurs. L'abondant matériel que nécessite une semblable recherche nous a fait défaut, nous n'avons pas eu le temps de le rassembler.

¹ Cette longueur sera utilisée pour établir les rapports dont il sera question ci-après.

² Pour 8 d'entr'eux, nous nous sommes servi des mesures données par MÖLLER dans son étude intitulée: Zur vergleichende Anatomie der Siluriden (1915). Ces Poissons ne dépassent pas 40 cm. de longueur. Dès qu'on s'adresse à des individus de grande taille, le rapport augmente notablement.

Il faut aussi remarquer que l'encéphale du *Phreatobius* remplit à peu de chose près la cavité qui lui est destinée; autrement dit: les espaces péri-duraux, si vastes chez la plupart des Téléostéens, sont chez lui extrêmement réduits. Sa petite taille, évidemment, rend compte en partie de ce fait; mais il est tout de même frappant de lui voir conserver jusqu'à l'âge adulte un caractère embryonnaire ou tout au moins juvénile¹. Ce caractère toutefois, chez d'autres Silurides tels que l'*Amiure*, se maintient assez longtemps aussi. Nous l'avons constaté chez un individu de 12 cm. pour ce qui concerne la partie centrale du cerveau. (Autour du métencéphale et du prosencéphale, des espaces assez grands se remarquaient déjà.) Dès qu'on s'adresse à des Silurés de plus grande taille, l'écart entre le contenant et le contenu s'accuse. L'encéphale d'un *Silurus glanis* de 30 cm. est séparé du plafond et des parois de la cavité crânienne par des masses graisseuses le dépassant en volume. Ces masses continuent à s'accroître avec l'âge du Poisson ou, pour mieux dire, le cerveau subit, par rapport à la boîte crânienne, un retard de croissance de plus en plus marqué².

Chez le *Phreatobius*, faute de jeunes exemplaires, nous ne pouvons pas dire si un tel retard se produit; les quelques espaces péri-duraux, très étroits, entourant seulement les parties supérieures et latérales du myélocéphale n'ont peut-être pas augmenté au cours de son développement.

Nous verrons plus loin le rôle que jouent dans l'appareil de Weber les « sacs paraduraux » de la racine de la moelle. Ils repré-

¹ Les otolithes présentant 3 à 4 raies d'accroissement et des glandes sexuelles, bien développées, nous permettent de regarder comme adultes les individus dont nous disposons.

² Il y aurait sur ce sujet une étude fort intéressante à faire. Elle consisterait à mesurer dans une ou plusieurs espèces l'augmentation, avec l'âge, des espaces péri-cérébraux; les observations seraient résumées graphiquement par 2 courbes figurant, pour chaque espèce, l'accroissement du cerveau et celui de la cavité crânienne. Autant que nous pouvons en juger, ces courbes seront divergentes, mais il se peut que dans certaines espèces, elles deviennent parallèles à partir d'un certain moment. Cette étude donnerait une idée de la somme de matière cérébrale utile.

Si l'encéphale subit un retard de croissance, les nerfs crâniens, en revanche, se développent proportionnellement au reste de la tête. Ainsi, ils peuvent acquérir à leur insertion un diamètre vertical, dépassant celui du cerveau antérieur. C'est le cas de la masse ganglionnaire du complexe trijumeau-facial chez le *Salut*. (Voir M. JUGE. *Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique du Silurus glanis*. (Thèse.) Genève, 1899.)

sentent ici les « espaces » latéraux myélocéphaliques. Leur volume est très faible.

Les seuls renseignements que nous ayons obtenus sur le rapport de longueur entre le cerveau et le corps du Poisson se trouvent dans le travail de RAMSEY ¹ sur le cerveau de l'*Amblyopsis*. Cet auteur donne un tableau comparatif où ces rapports sont exprimés en %. Nous ne pouvons malheureusement pas les confronter aux nôtres parce que la longueur du cerveau n'a été prise que jusqu'à l'extrémité postérieure du cervelet.

RAMSEY mentionne aussi les masses adipeuses qui, chez l'*Amblyopsis* (long. 8-10 cm.), recouvriraient déjà tout l'encéphale. On voit les grandes différences existant, sur ce point, d'une famille à l'autre.

A ces généralités, ajoutons quelques remarques sur le développement des hémisphères.

Nous les avons comparés à ceux des 8 Silures étudiés par MÖLLER. Le rapport de longueur entre les lobes et l'encéphale ² atteint en % les valeurs suivantes:

	%	Longueur totale du Poisson
<i>Phreatobius</i>	34,9	3,8 cm.
<i>Ameiurus</i>	32,2	14,0 »
<i>Callichthys</i>	26,3	15,0 »
<i>Saccobranchus</i>	30,8	17,0 »
<i>Doras longispinis</i>	27,9	21,0 »
<i>Cetopsis caecutiens</i>	25,0	21,0 »
<i>Pimelodus groskopfii</i>	26,3	25,0 »
<i>Clarias lazera</i>	27,9	30,0 »
<i>Silurus glanis</i>	24,8	40,0 »

Moyenne des huit derniers: 27,6 %.

Le rapport varie peu d'une espèce à l'autre; mais le *Phreatobius*, comme on voit, dépasse ses congénères. L'*Ameiurus* le suit de près. Il est frappant de constater que les hémisphères les plus grands appartiennent au plus petit et les plus petits au plus grand des Silures de cette liste et cela indépendamment des variations de

¹ E. RAMSEY, *The brain of Amblyopsis*, dans EIGENMANN, *Cave Vertebrates of North America*. O. c., p. 106.

² Les lobes olfactifs ne sont pas compris dans la longueur totale du cerveau.

forme du cerveau. Il se peut que les divers lobes se développent inégalement et qu'un *Silurus glanis* de 3,8 cm. ait un rapport aussi élevé que le *Phreatobius*. Une recherche portant sur une espèce donnée à différents âges éluciderait facilement cette question.

L'*Amblyopsis* que nous n'avons pas joint à cette liste parce qu'il appartient à un autre sous-ordre (*Haplomi*) a des hémisphères développés surtout en largeur. D'après les figures de RAMSEY, nous estimons qu'ils occupent du 25 au 30 % de la longueur du cerveau. (La place du trou occipital n'étant pas indiquée, on ne peut pas prendre la longueur exacte de l'encéphale.) RAMSEY constate que l'*Amblyopsis* a des hémisphères mieux développés que le *Campostoma anomalum* (espèce d'un genre voisin, mais dont les yeux fonctionnent). A ce propos, on s'est demandé si les Poissons cavernicoles aveugles ont pour compenser leur infirmité, des « facultés intellectuelles » plus développées. Les recherches d'EIGENMANN sur le comportement de l'*Amblyopsis* ne semblent pas confirmer cette présomption.

II. DESCRIPTION DES LOBES CÉRÉBRAUX.

Lobes olfactifs.

Ces lobes sont encore en contact avec les hémisphères (comme chez le *Callichthys*). Ils ont une forme de chataigne et sont étroitement appliqués l'un à l'autre. Leur diamètre longitudinal atteint 0^{mm},20, leur diamètre transversal 0^{mm},20 également. Le tractus olfactif est extrêmement court. Le nerf olfactif de même; il n'a qu'une paroi osseuse à traverser pour atteindre l'épithélium sensoriel de la capsule nasale.

Hémisphères.

Nous avons vu que ces lobes ont un développement remarquable. Comme chez tous les Téléostéens, ils sont représentés par les *corps striés*. Le pallium d'où sont nés les hémisphères des vertébrés supérieurs n'est encore qu'une membrane adhérent à la pie mère. Nous ne l'avons pas figurée sur notre maquette (Pl. 6). Elle enveloppe les deux corps striés sans s'invaginer entre eux. Elle ne les touche qu'à son point d'attache, c'est-à-dire à leur base, partout ailleurs

règne un petit espace (ventricule I) qui s'agrandit à l'arrière, dans la région du thalamencéphale. Les seuls endroits où le pallium possède un épaississement sont sa base et sa partie médiane (supérieure) ¹. Latéralement, il se réduit à une simple « tela choroïdea ». L'épaississement supérieur ne comprend qu'une seule assise cellulaire.

Les corps striés sont ovales, aplatis. Ils ont les dimensions suivantes :

Longueur	0,87 mm
Largeur	0,55 mm
Hauteur	0,42 mm

Un sillon horizontal divise leur partie postérieure en deux lobes, comme chez *Silurus glanis*, *Ameiurus nebulosus*, *Clarias lazera*, mais avec cette différence que le lobe supérieur recouvre davantage le lobe inférieur. Un deuxième sillon, peu accusé, se remarque à la face ventrale.

Au point de vue cytologique, ils semblent normalement constitués. La commissure antérieure qui les réunit est assez large. Leur zone externe est très riche en noyaux. De curieux petits corps polyédriques noirâtres se remarquent dans leur membrane propre. Nous ne savons pas ce qu'ils représentent. Leur texture n'est pas granuleuse, ce ne sont certainement pas des amas de pigment mais peut-être des concrétions calcaires.

Thalamencéphale.

Cette région, mal délimitée extérieurement, est importante à considérer ici parce qu'elle est traversée par les fibres du nerf optique. Nous avons vu que le chiasma n'existe plus. Les fibres toutefois n'ont pas entièrement disparu de l'intérieur. Elles forment un ruban entourant à la manière d'une sangle la partie antérieure du thalamencéphale (voir fig. 7 et 8). Réduites à très peu de chose dans la région basale où elles se réunissent, elles augmentent sur les côtés et c'est au point où elles touchent les lobes optiques qu'elles sont le plus nombreuses. Mais là, brusquement, elles s'interrompent

¹ Cette disposition est inverse de celle qu'indique PLATE dans son ouvrage de zoologie. Il parle d'un épaississement latéral et d'un amincissement médian.

L'*Ameiurus* présente une disposition analogue à celle du *Phreatobius*.

et ne semblent pas communiquer avec les quelques bribes de fibres subsistant dans la zone externe de ces lobes.

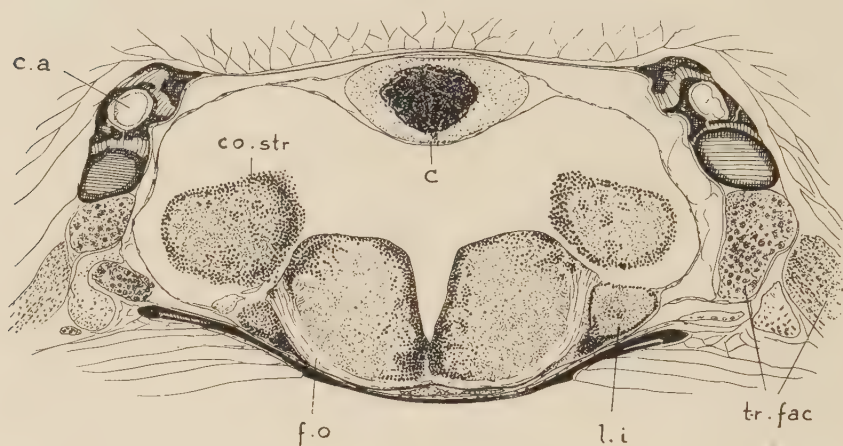


FIG. 7.

Coupe transversale du thalamencéphale montrant les derniers vestiges du chiasma. *f. o.* = fibres optiques. *C* = cervelet; *ca* = canal principal de la ligne latérale; *co. str.* = corps striés; *l. i.* = extrémité antérieure des lobes inférieurs; *tr. fac* = trijumeau-facial.

Au thalamencéphale se rattachent les ganglions habénulaires, l'épiphyse, la paraphyse, le sac vasculaire et l'hypophyse.

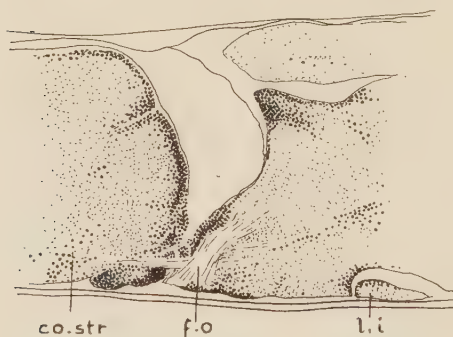


FIG. 8.

Fibres optiques, coupe longitudinale
(pour les désinences, voir fig. 7).

Les ganglions habénulaires (*ganglia habenulare* ou *tubercula intermedia*) sont bien développés et sensiblement égaux. Chez beaucoup de Poissons, ils présentent une asymétrie caractéristique d'importance phylogénétique. D'après HOLMGREN (1920), le gauche est plus grand que le droit chez *Osmerus*, *Accipenser*, *Amia*, *Clupea*,

Petromyzon, qui représenteraient le type primitif. Le contraire a lieu chez les Téléostéens supérieurs: *Belone*, *Centronotus*, *Perca*,

Gadus, *Callionymus*, *Cottus*. Enfin l'égalité se rencontre chez *Tinca*, *Argyrolepecus*, *Zoarces*, *Trachinus*, *Raniceps*. L'*Ameiurus*, d'après les coupes que nous avons consultées, possède un ganglion droit plus volumineux que le gauche. Comme forme et structure, les ganglions du *Phreatobius* ne diffèrent si peu de ceux de cette espèce qu'il nous paraît superflu de les décrire ici en détail.

L'*Epiphyse* est réduite à une petite vésicule ovale dont les axes ont les valeurs suivantes:

Longueur	57 μ
Largeur	26 μ
Hauteur	22 μ

Elle semble avoir été entravée dans son développement par la « poussée en avant » du cervelet. Elle se trouve sur les ganglions habenulaires, un peu à gauche du plan de symétrie.

Chez l'*Ameiurus*, où le cervelet est aussi développé vers l'avant mais se maintient plus haut, l'épiphyse est un tube étroit, s'allongeant jusqu'au dessus des hémisphères.

Les cellules de cet organe se distinguent de celles des ganglions habénulaires par leurs noyaux légèrement plus gros. L'espace central ne paraît pas évidé. Nous sommes donc en présence d'une épiphyse tout à fait rudimentaire.

La *paraphyse* n'existe pas, du moins n'avons-nous pas trouvé de formation qui puisse la représenter.

Le *sac vasculaire* (*saccus vasculosus*) fait également défaut; le lobe postérieur (expansion basale du thalamencéphale, creusée par l'infundibulum) ne porte aucune protubérance qui lui soit attribuable. De plus, même peu saillant, il se révélerait sur les coupes à sa structure caractéristique.

Chez l'Amiure, il existe mais demeure plus petit que l'hypophyse. Il se place au-dessous de l'extrémité de l'infundibulum, divisée latéralement en deux branches.

L'*Hypophyse* est normalement développée. Comme chez les autres Silures, elle a poussé vers l'arrière (chez les Cyprins, elle est au contraire rejetée vers l'avant).

Ses dimensions sont les suivantes :

Coupes longitudinales: longueur . 224 μ
 hauteur . . 62,8 μ

Coupes transversales: hauteur . .	91 μ
largeur . .	182 μ

Son insertion est très fine. Masquée par des vaisseaux sanguins sur les coupes longitudinales, elle est indiquée sur les transversales par un petit faisceau de fibres accompagnant l'étroit canal qui fait communiquer son ventricule avec l'infundibulum.

Mésencéphale.

Lobes optiques. — Nous avons déjà attiré l'attention sur les dimensions réduites de ces lobes. On sait que chez la plupart des Téléostéens, ils constituent la plus volumineuse des parties du cerveau. Chez les Silurides normaux, leur taille est en moyenne moins considérable cependant, jamais, autant que nous sachions, elle ne s'abaisse au point où nous la trouvons chez le *Phreatobius*. En effet, alors que chez l'Amiure, la longueur du lobe équivaut au $1/3$ et chez la *Doras longispinis* au $1/6$ de celle de l'encéphale¹, elle n'atteint chez lui que le $1/12$. Il faut tenir compte, évidemment, des divergences de forme; un rapport volumétrique aurait plus de valeur. Néanmoins, une telle différence permet déjà de supposer un état dégénératif; nous verrons que l'étude cytologique le confirme.

Extérieurement, cette diminution probable du volume n'a pas provoqué de notables modifications. Les lobes présentent une face antérieure convexe, hémisphérique. En arrière, un sillon très accusé les sépare de la valvule du cervelet. Les coupes montrent nettement leur forme de langue repliée sur elle-même. Leur partie supérieure, le tectum proprement dit, s'arrête au contact du cervelet qui, en se développant vers l'avant, semble s'être creusé une sorte d'auge dans le mésencéphale. Les parties internes des tecta ne se rejoignent pas comme chez l'Amiure sous le cervelet. Une mince lame résultant vraisemblablement de leur atrophie, se remarque cependant; elle aboutit à un *torus longitudinalis* relativement beaucoup moins épais que celui de l'Amiure et partiellement soudé au plancher du mésencéphale. En arrière, elle ne porte plus de cellules nerveuses et se réduit à la pie mère.

¹ Rapports extrêmes tirés de mesures faites par MÖLLER sur 8 Silures appartenant à différentes sous-familles.



FIG. 9.

Lobe optique. A: coupe transversale passant par son diamètre maximum. *f.o.c.* = fibres optiques cérébrales; *f.o.p.* = fibres optiques périphériques; *e* = cellules épendymaires; *t.* = torus longitudinalis. B: coupe longitudinale; la surface ponctuée indique la zone périphérique atrophiée.

Au point de vue histologique, les lobes optiques se divisent en trois zones principales:

1. Zone externe: stratum zonale, couches des fibres du nerf optique;
2. Zone moyenne: couche cellulaire;
3. Zone profonde: couche des radiations optiques ou fibres optiques cérébrales.

RAMSEY (1901), le seul auteur qui, à notre connaissance, ait étudié les lobes optiques d'un Poisson aveugle (*Amblyopsis*), prend comme norme 7 assises, soit: 2 pour la zone externe, 2 pour la zone moyenne et 3 pour la zone profonde. Nous les nommerons au cours de la description.

La zone externe comprend une assise périphérique et une assise interne constituée par les fibres du nerf optique.

La couche périphérique ne recouvre pas le lobe entier; elle est réduite à une calotte occupant sa moitié antérieure (voir fig. 9 et photo fig. 7, pl. 3). Plus épaisse en son milieu, qu'à sa périphérie, elle a, sur les coupes longitudinales, l'aspect d'un croissant. Elle se détache, par places, de son substratum, laissant un vide traversé çà et là par des capillaires. Cet espace libre de tissus n'est autre que la deuxième assise, celle des fibres du nerf optique disparues. Ces fibres ont laissé quelques traces dans la partie basale du lobe (voir fig. 9), mais comme nous l'avons dit plus haut, elles ne communiquent plus avec celles du thalamencéphale.

La grande épaisseur de la couche que nous avons nommée périphérique nous fait supposer d'autre part que ses régions internes sont en parties formées par des fibres optiques dégénérées indifférenciées; mais comme elle paraît histologiquement homogène, nous ne pouvons pas l'affirmer avec certitude.

La zone moyenne, aussi appelée granuleuse, présente un amas de noyaux, irrégulièrement disposés, sauf à la périphérie et ne formant pas deux assises distinctes, comme chez le poisson normal et surtout de plus grande taille. Les couches 3 et 4 de RAMSEY (optic et deep cell layer) se confondent. Les noyaux sont toutefois un peu plus denses extérieurement.

La zone profonde porte tout d'abord des fibres optiques cérébrales (deep fiber layer c. 5), disposées en faisceaux distincts, beaucoup moins nombreux que chez l'Amiure, mais ne paraissant pas dégé-

nés. Ces fibres plongent obliquement dans la valvule du cervelet (voir fig. 9). RAMSEY en indique d'autres, horizontales, passant d'un lobe à l'autre au-dessus du torus longitudinalis; nous ne les avons pas remarquées chez le *Phreatobius*.

Les faisceaux de fibres optiques cérébrales sont entourés par des noyaux de la couche 6 (granular layer) qui s'étend dans toute la région interne du lobe, ces noyaux sont plus serrés que ceux de la granuleuse médiane auxquels ils se mêlent dans la zone marginale interne du tectum, visiblement en voie d'atrophie.

Enfin l'épithélium épendimaire tapisse les parois du ventricule du lobe.

Les caractères dégénératifs présentés par le lobe optique du *Phreatobius* se résument comme suit:

1. Réduction de la zone périphérique à une calotte située antérieurement.
2. Disparition presque totale des fibres du nerf optique.
3. Indifférenciation des couches 3 et 4.
4. Absence de fibres horizontales (diagonales, RAMSEY) dans la couche 5.
5. Atrophie de la zone marginale interne du tectum.

La diminution du volume des lobes résulte de ces divers phénomènes, mais nous sommes portés à croire que même les zones encore normalement constituées ont subi dans leur ensemble une réduction.

Chez l'*Amblyopsis*, la dégénérescence atteint les mêmes assises, mais elle semble un peu moins avancée: les bords supéro-internes des lobes ne sont pas atrophiés, du moins conservent-ils jusqu'au torus longitudinalis une épaisseur normale. La couche périphérique n'a pas diminué en surface. RAMSEY la représente s'étendant jusqu'au torus et l'indique comme n'ayant pas dégénéré. A part cela, on constate également la disparition de la couche 2 (fibres optiques externes) qui a laissé un vide « a narrow space containing practically no tissue » et la fusion des couches 3 et 4. Nous avons signalé plus haut la présence chez l'*Amblyopsis* des fibres diagonales qui ne se remarquent pas chez le *Phreatobius*.

Enfin, RAMSEY a également fait des mesures comparatives sur les dimensions des lobes. Elles attestent une réduction plus faible. Cette réduction avait échappé aux premiers observateurs. GÜNTHER,

dans son traité d'Ichthyologie, s'étonne que l'*Amblyopsis* dont les yeux sont si dégénérés conserve des lobes optiques « normaux ».

Métencéphale.

Cervelet. — Comme tous les Silures, le *Phreatobius* a un cervelet développé vers l'avant. Il occupe le tiers de la longueur totale du cerveau, mais ne s'étend pas sur les hémisphères comme chez le *Cetopsis caecutiens*. Il a la forme d'une langue. Sa face dorsale est aplatie, sa face ventrale convexe (voir Pl. 6, fig. 26, 28).

Histologie: La région centrale est entièrement remplie par les myélocytes ou cellules caryochromes de la couche granuleuse. La « moelle » ou plutôt l'axe fibreux ne dépasse pas les limites d'une large commissure basale. Le canal de l'épendyme ne pénètre pas dans le corps du lobe, mais on constate cependant la présence de cellules épendymaires dans son plan médian (plan d'accolement des deux « hémisphères cérébelleux »). La couche des cellules de Purkinje, entourant la granuleuse, est nettement reconnaissable.

L'écorce, couche moléculaire, n'a pas partout la même épaisseur; c'est latéralement qu'elle est la plus large. Mais elle s'amincit et disparaît même entièrement au-dessus du point de sortie du nerf quadrijumeau.

La base du métencéphale ne présente pas de particularités méritant d'être signalées.

Myélencéphale.

En arrière du cervelet, la pie mère s'invagine dans la fosse rhomboïdale en décrivant quelques tours de spire. Elle ne se ramifie pas en un réel plexus choroïde, mais sa partie invaginée est parcourue par un capillaire sanguin. L'*Ameiurus* présente probablement une disposition analogue; mais dans les coupes que nous avons consultées, du sang accumulé dans une fosse rhomboïdale, fait supposer que la tela a été rompue.

Le myélencéphale est intéressant avant tout par ce qu'il porte les nerfs VI à XI, dont nous parlerons plus loin. Sa forme chez le *Phreatobius* ne diffère que fort peu de celle des autres Silures; il est du type allongé, sa face dorsale est divisée en 2 paires de lobes.

Le canal de l'épendyme est relativement étroit. Le plancher est abondamment irrigué par des capillaires.

NERFS CRANIENS.

I. *Le nerf olfactif* est très court, nous avons vu que la capsule nasale n'est séparée de la cavité crânienne que par une seule paroi osseuse.

II. *Le nerf optique* a été étudié en détail au chapitre III. Sa moitié proximale a disparu et il ne reste que des traces problématiques de sa moitié distale.

III. *L'oculomoteur* est introuvable. Il s'est fort probablement résorbé par suite de l'atrophie des muscles.

IV. *Le trijumeau* est normalement développé. Il prend naissance au niveau de la partie postérieure du cervelet et s'unit au facial en sortant du crâne. Nous n'avons pas étudié ses ramifications. *Le nerf de Weber* est très mince. Il chemine dans une cavité du frontal puis de l'occipital supérieur.

V. *Le trochléaire* a eu le même sort que le nerf III, semble-t-il.

VI. *Le nerf accessoire ou oculomoteur externe* n'a laissé aucune trace.

VII. *Le facial* qui innerve les organes sensoriels de la peau est difficile à distinguer des branches du trijumeau auxquelles il s'unit à sa racine, comme nous venons de le dire. Ces organes sensoriels étant abondants, nous avons tout lieu de croire que ce nerf est bien développé.

VIII. *L'acoustique* forme, à son origine, un large ruban accolé à la membrane de l'utricule. Il se divise en 6 branches se rendant aux taches acoustiques du labyrinthe. Un petit rameau de celle qui innerve le canal postérieur aboutit à la macula neglecta:

IX. *Le glossopharyngien* quitte le myélocéphale juste au-dessus de l'acoustique, se dirige d'abord en arrière, rejoint le vague et traverse l'occipital après avoir contourné le labyrinthe.

X. *Le vague* a deux racines. Il quitte le crâne à son extrémité postérieure et détache une branche, dite *nerf latéral* relativement étroite.

XI. *Le nerf occipital* (hypoglosse) est plus grêle que le glossopharyngien. Il a deux racines et sort du crâne par un orifice spécial, situé très près de celui du vague. Son ganglion se trouve encore dans la cavité occipitale.

En résumé, les nerfs craniens non atrophiés sont, dans leur région proximale, très semblables à ceux des autres Silurides. Ils n'en diffèrent qu'au point de vue des dimensions relatives (nerf de Weber et nerf latéral très faibles).

L'atrophie des nerfs moteurs de l'œil nous paraît certaine, les muscles étant pratiquement réduits à néant puisque leurs fibres contractiles n'existent plus, il n'y a rien d'étonnant à ce que leurs nerfs se soient résorbés. Nous avons recherché ces nerfs avec soin, mais nous serions heureux d'examiner encore à cet effet une série de coupes colorées spécialement pour la substance nerveuse. Pour nous prononcer avec une certitude absolue, ici encore, il faut attendre que le *Phreatobius* ait été retrouvé.

CHAPITRE V

Appareil de Weber.

L'appareil de Weber, bien développé, occupe dans la région scapulaire une place importante. Il répond en tous points au type siluride. Nous l'avons comparé à celui du *Silurus glanis* et de l'*Ameiurus nebulosus*; les différences constatées ne portent que sur certains détails, elles méritent cependant d'être signalées.

Avant de décrire cet appareil tel que nous l'avons reconstitué d'après les coupes, il convient de rappeler en quelques mots en quoi il consiste et quels sont les différents aspects qu'il peut présenter.

L'anatomiste WEBER, en 1820, constata la présence chez les Cyprins, les Silures et les Loches, d'une série d'osselets établissant une communication entre la vessie natatoire et l'oreille. Il les décrivit avec soin dans son traité « *De aure animalium aquatilium* » et les croyant homologues de ceux des mammifères, il nomma les trois principaux: *malleus*, *incus*, *stapes* et le quatrième *claustrum* à cause de sa fonction occlusive. Ces noms persistèrent bien qu'on eût démontré le peu de fondement de cette homologie. Certains auteurs, cependant, en proposèrent d'autres. BRIDGE et HADDON (1893) remplacèrent *stapes*, *incus* et *malleus* par *scaphium*, *inter-*

calare et *tripus* en conservant au claustrum son nom. THILO (1903 a) nomma ces ossicules d'après leur fonction: *Deckel*, *Lenker*, *Hebel*, et le claustrum: *Einlage*. Nous préférons nous servir ici des termes de WEBER, en conservant leur forme latine.

WEBER remarqua aussi que chez les *Harengs* (Clupéides), des prolongements de la vessie natatoire pénètrent dans les espaces périlymphatiques de l'oreille interne et viennent se mettre en contact avec des diverticules endolymphatiques. Enfin que chez les *Perches* de mer (Serranidés¹), deux cæca de la vessie s'appuient sur les parois externes des capsules périsacculaires. Ainsi, il put définir déjà les trois modes de connection existant entre la vessie natatoire et l'oreille. On n'en a pas trouvé d'autres; BRIDGE les mentionne encore tels que WEBER les avait décrits. Toutefois, au point de vue fonctionnel, ils ne se ramènent qu'à deux types principaux que l'on peut caractériser de la manière suivante:

- 1^o Contact direct: les membranes de la vessie touchent celles des vésicules auditives;
- 2^o Contact indirect ou par voie mécanique: membranes reliées par une chaînette d'osselets.

Le premier de ces types a, comme nous l'avons vu, deux aspects selon que les cæca de la vessie touchent les membranes péri- ou endolymphatiques, le deuxième présente de nombreuses variantes mais de moindre importance fonctionnelle. Le type Cyprin, par exemple, est habituellement décrit comme très voisin du type Siluride, il en diffère cependant par une série de caractères: forme des ossicules, mode d'articulation, etc., dont nous reparlerons plus loin.

L'appareil des Téléostéens munis des osselets de Weber (*Ostario-physi* de SAGEMEHL) se présente comme suit:

De la face supérieure des saccules membraneux se détachent deux canaux qui confluent vers l'arrière, se joignent sur la ligne médiane et forment un sac impair de dimensions variables, nommé par WEBER: *sinus impar* (*saccus endolymphaticus*, NUSBAUM). Ce sac occupe le milieu d'une cavité périlymphatique, le *cavum sinus*

¹ Aux Serranidés, il faut ajouter les Bérécidés, Sparidés, Gadidés et Notop-térédés. BRIDGE, T. W., *Fishes*, dans « The Cambridge Natural History », edited by Harmer and Shipley, vol. VII, 1910.

imparis, creusée dans les occipitaux, et s'ouvrant en arrière dans deux poches, les *atria* que les premiers ossicules ferment extérieurement. Ces cavités sont également remplies par la périlymphe et communiquent parfois avec les espaces péri-duraux. Enfin, une grande poche lymphatique : la *fossa auditoria*, aussi nommée : *saccus paravertebralis*, s'étend du crâne à la vessie, de chaque côté de la colonne vertébrale ; c'est elle qui renferme la chaînette d'ossicules.

Le *claustrum*, premier de la série, est un des plus variables. Il est emprisonné dans les membranes externes des *atria*, mais se prolonge parfois dans leurs parois internes et offre dans ce cas une résistance utile lorsque les stapedes, rapprochés, compriment la périlymphe (Cyprins) ; ou bien il se réduit à une étroite lamelle, relégué au-dessus des *atria* et des stapedes et ne joue qu'un rôle secondaire, voire insignifiant, dans le mécanisme transmetteur des pressions (Silures).

Le *stapes* (étrier, scaphium, Deckel) a la forme d'une valve d'huître, ronde chez les Cyprins, ovale chez les Silures. Son extrémité postérieure porte une épine verticale, unie par des ligaments à la neurapophyse II et un condyle qui l'appuie sur la colonne vertébrale. Ces deux appendices forment la charnière sur laquelle il peut effectuer un mouvement de va et vient pareil à celui d'un battant de porte. Un ligament cylindrique, partant du sommet de sa convexité, le relie à :

l'*incus* (enclume, intercalare, Lenker), os de forme très variable ; petite côte reliée aux vertèbres, chez les Cyprins ; petit disque dépassant à peine le ligament, chez les Silures.

le *malleus* (marteau, tripus, Hebel) est le plus grand os de la série. Il est joint au précédent par un ligament très court. C'est une lame arquée, soudée aux vertèbres par un pédoncule étroit (Silures) ou articulé aux flancs de celles-ci dans une charnière perpendiculaire à son grand axe (Cyprins).

Séparé de ses attaches, il présente trois apophyses, d'où son nom de « tripus » (BRIDGE) :

l'antérieure, tête du marteau (JAQUET), attache du ligament interossiculaire (formé par les deux ligaments précités), constitue le bras de levier de la résistance ;

la médiane, le point d'appui sur la colonne vertébrale ;

la postérieure, attachée aux membranes de la vessie, le bras de

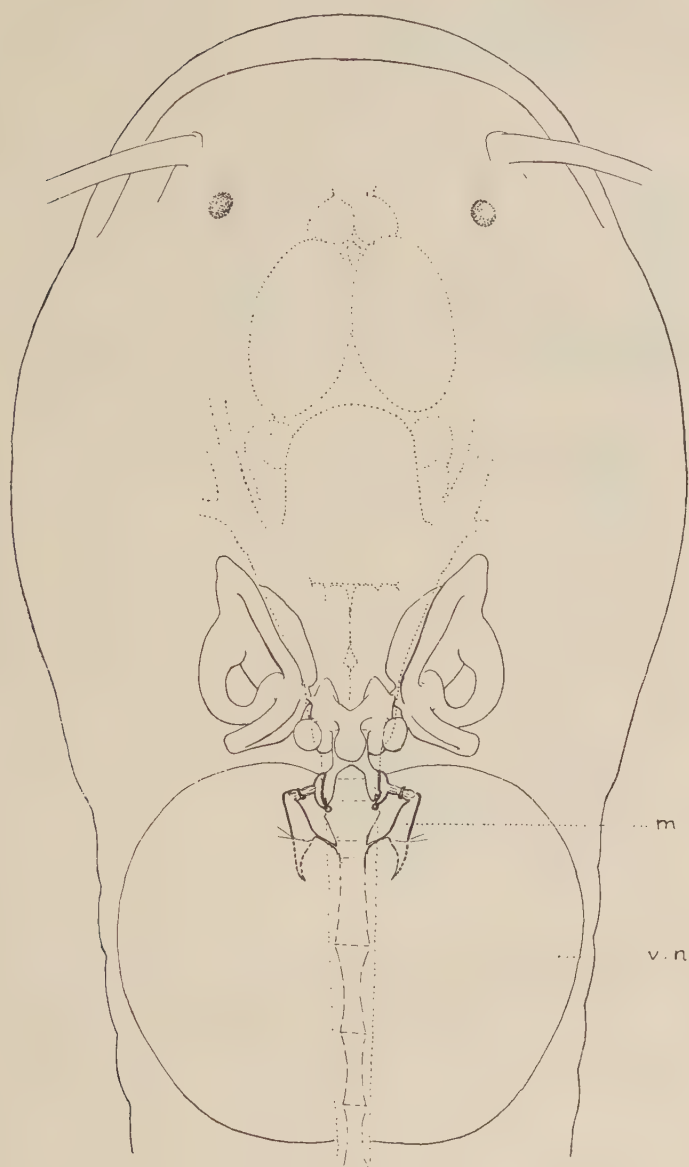


FIG. 10.

Appareil de Weber; situation, rapports. *m.* = malleus; *v.n.* = vessie natatoire.

levier de la puissance. Elle est tantôt enfouie dans les parois mêmes de cet organe (Silures), tantôt extérieure à lui mais s'y rattachant par des expansions membraneuses (Cyprins).

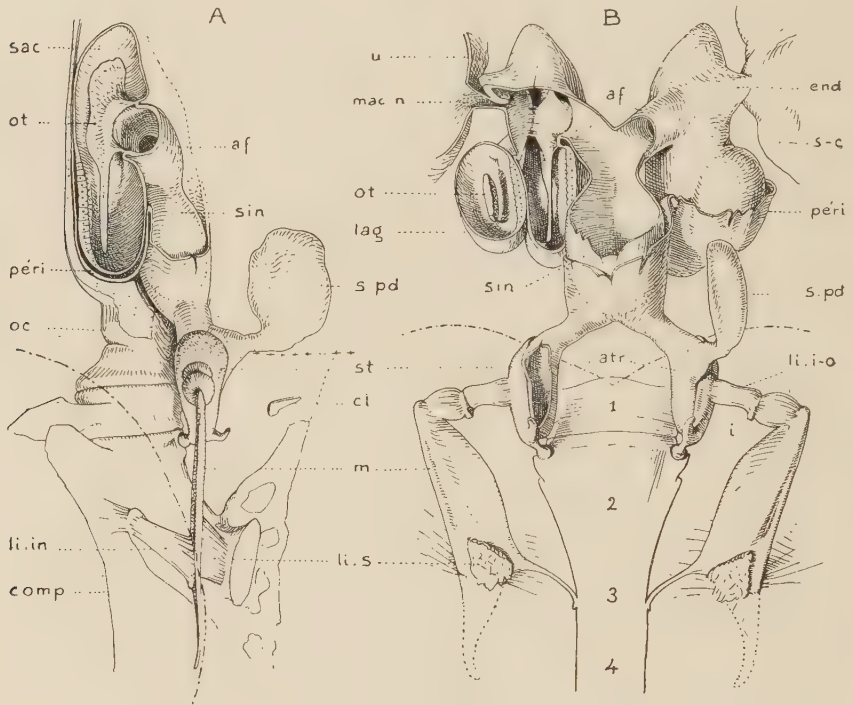


FIG. 11.

Appareil de Weber. A: face latérale-externe; B: face dorsale. — *af* = canaux afférents; *atr* = atria; *cl* = claustrum; *compl* = complexe vertébral; *end* = canal endolymphatique; *i* = incus; *lag* = lagena; *li.s* = ligament suspenseur; *li.in* = ligament inférieur; *li.i-o* = ligament interossiculaire; *m* = malleus; *mac.n* = macula neglecta; *oc* = occipital; *ot* = otolithe; *péri* = membranes périlymphatiques; *sac* = saccule; *s.c* = canaux semi-circulaires; *sin* = sinus impair; *s.pd* = sac paradural; *st* = stapes; *u* = utricule. Les chiffres arabes indiquent le numéro d'ordre des vertèbres.

Chez le *Phreatobius*, l'appareil de Weber offre les particularités suivantes (voir figs. 10 et 11):

Les canaux aboutissant au sinus impair sont très larges et prennent naissance dans le deuxième tiers antérieur des saccules,

au même endroit que le canal endolymphatique atrophié¹. Le sinus remplit les quatre cinquièmes de la cavité osseuse. Ses parois, très fines, s'accolent même au périoste dans la région antérieure et ils s'étend jusqu'à l'extrémité du cavum. Ce développement remarquable correspond à celui de toute l'oreille membraneuse, laquelle remplit, à peu de chose près, les espaces ménagés dans les os du crâne, tandis que chez l'Amiure, même jeune (6 cm.), les enveloppes des vésicules endolymphatiques sont déjà passablement éloignées des parois osseuses. En outre, chez le même Silure, le sinus est entouré de toutes parts par le périlymphe et n'occupe que le cinquième du cavum.

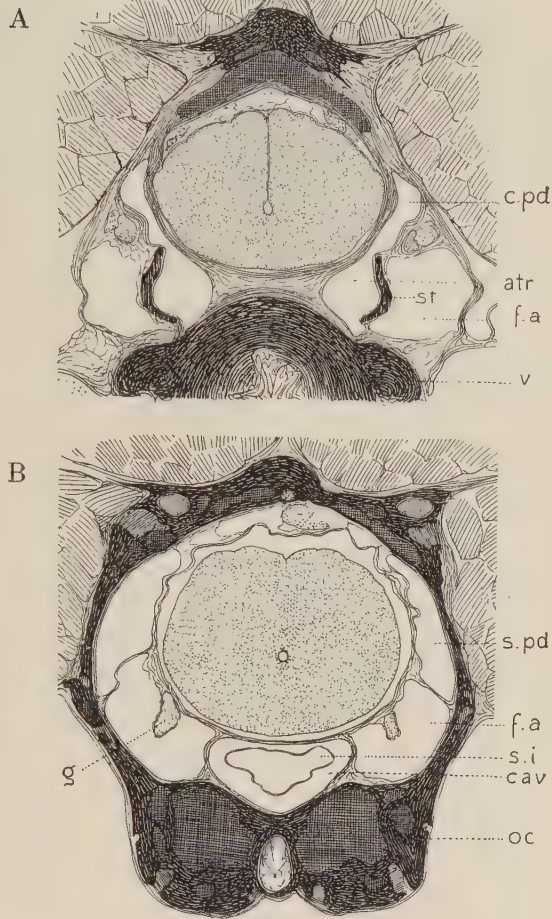


FIG. 12.

- A: coupe passant par les canaux paraduraux: *c.p.d.*; *atr.* = atrium gauche; *st* = stapes; *v* = vertèbre I.
 B: coupe montrant les sacs paraduraux (*s. pd*) à l'endroit de leur plus grand diamètre. *s.i* = sinus impair; *vac.* = cavum sinus imparis; *f.a* = fossa auditoria; *g* = ganglion du nerf XI; *oc* = occipital.

¹ Remarquons à ce propos que NUSBAUM (1818) homologue les branches du sinus impair aux canaux endolymphatiques (ductus endolymphatici). La présence, chez le *Phreatobius* et d'autres Silures, d'une protubérance accolée

Les atria sont bien développés, relativement plus profonds que ceux de l'Amiure. Ils communiquent, comme chez lui, avec les espaces périauraux, auxquels, du reste, ils appartiennent, ontogénétiquement parlant. Cette communication existe chez l'Amiure, WRIGHT (1884 a) ¹ l'a décrite en appelant « réservoir » ou « receptaculum dorsale » l'espace que nous avons nommé sac paraural. Comme elle doit avoir son importance fonctionnelle, nous avons examiné en détail la forme des espaces périauraux qu'elle met en rapport avec l'appareil de Weber. Chez le *Phreatobius*, ces espaces s'étendent de chaque côté de la moelle allongée, dans la région du trou occipital; en avant, ils ne dépassent pas le niveau de la racine postérieure du vague, en arrière celui de la face postérieure du crâne. Leur hauteur correspond à peu près à celle de la moelle. Ils ne se réunissent pas au-dessus d'elle (fig. 12). Une sorte de canal prolonge leur extrémité postérieure vers le bas et s'ouvre dans les atria. Le va et vient des stapedes doit lui faire subir de notables variations de forme et peut même l'obturer complètement.

Chez l'Amiure, un canal semblable part également de la face supérieure de chaque atrium mais se rend dans une poche unique occupant la région dorsale. Les atria n'étant pas très profonds, une coupe passant par les canaux précités peut montrer autour de la dure-mère de la moelle un circuit fermé.

Il est clair que ces espaces périauraux ne sont pas les seuls existant dans la région occipitale. Leur membrane les sépare d'autres espaces avec lesquels, autant que nous avons pu en juger d'après nos coupes, ils ne communiquent en aucun point. Du

à la face interne de l'utricule comme chez la Perche (qui ne possède pas de sinus) ne parle pas en faveur de cette opinion. Cette protubérance verticale semble bien être le reste du canal endolymphatique qui, chez les Elasmobranches, débouche à l'extérieur. Les canaux afférents du sinus paraissent plutôt une formation appartenant en propre à l'appareil de Weber. Si l'on admet la thèse de NUSBAUM, il est difficile d'expliquer la présence simultanée de ces deux formations. Les dits canaux peuvent être considérés comme des dépendances des conduits endolymphatiques, dépendances qui auraient acquis peu à peu des dimensions supérieures à celles de leur souche.

¹ La communication que cet auteur indique, en outre, entre les atria et la *fossa auditoria*, se remarque aussi chez le *Phreatobius*: sur un petit parcours, la face inférieure des stapedes n'est pas reliée à la première vertèbre par la dure-mère; il existe donc une petite fente dans la région basale externe des atria. Leur jeu en est facilité mais le léger écoulement de périlymphe qu'elle permet doit être ajouté aux facteurs d'amortissement dont nous parlerons plus loin.

moment qu'ils n'occupent qu'une partie de la circonférence de la moelle, nous les appellerons *sacs paraduraux*.

Ainsi, l'appareil de Weber ne se limite pas à des dépendances de l'oreille, de la vessie natatoire et de la colonne vertébrale, il faut lui adjoindre une partie cérébro-médullaire. Nous parlerons plus loin de la fonction qu'on peut attribuer à celle-ci.

OSSELETS.

Clastrum. — Cet osselet, chez le *Phreatobius*, est si éloigné de sa position habituelle qu'il nous a fallu une étude très attentive des trois séries de coupes pour l'identifier. C'est une petite lame de cartilage et d'os maintenue dans le tissu conjonctif péri-dural au niveau de la face supérieure de la moelle. Il ne s'appuie pas sur le stapes comme chez l'Amiure ou le Salut. Il a la section d'un aileron, épais et cartilagineux à son bord antérieur, aminci et osseux à son bord postérieur. Nous avons signalé déjà sa variabilité selon l'espèce. Ici, il atteint certainement un stade extrême de réduction. Son maximum de développement se remarque par exemple chez le *Cobitis* où il est formé d'une valve fermant l'atrium intérieurement et munie d'une épine à son bord supérieur. C'est cette épine qui seule existe dans le type *Silurus*.

Au point de vue fonctionnel, il nous paraît ne devoir jouer aucun rôle dans l'appareil de Weber du *Phreatobius* si ce n'est celui de renforcer les membranes qui soutiennent le stapes. Enfin, sa situation confirme l'hypothèse de REIS (1905), selon laquelle il représente l'apophyse épineuse de la première vertèbre.

Le stapes (fig. 11: st.), deux fois plus long que large, se rapproche davantage de celui des Pimélodes que de celui des Amiures. Sa convexité est assez accentuée. Le condyle est sphérique et cartilagineux, l'apophyse montante, très courte, recourbée en avant. Ses dimensions relatives sont plus fortes que chez l'*Ameiurus nebulosus*. Sa longueur qui est égale aux deux cinquièmes de celle du malleus, correspond au diamètre maximum de la première vertèbre. En avant, il dépasse de beaucoup cette vertèbre; en arrière également, car son condyle s'appuie sur la deuxième, autrement dit sur l'extrémité antérieure du complexe formé des vertèbres 2, 3 et 4. Ce dernier fait, établi d'après les coupes transversales et horizontales,

est une particularité du *Phreatobius*. En effet, chez les *Ostariophys* étudiés jusqu'ici au point de vue des osselets de Weber, les stapedes s'articulent non sur la deuxième, mais sur la première vertèbre dont ils représenteraient, selon l'hypothèse généralement admise, les apophyses neurales. Le cas présent, toutefois, peut s'interpréter de deux manières:

- 1° Le stapes, entièrement formé par la neurapophyse I, est secondairement uni à la vertèbre suivante par le condyle.
- 2° Le stapes appartient seulement par sa valve à la neurapophyse I, le condyle et l'apophyse montante étant constitués par la zygapophyse antérieure de la vertèbre II.

En faveur de la première interprétation, on peut alléguer le fait que, chez un Pimélode par exemple, les zygapophyses postérieures dépassent, en arrière, le plan de jonction des vertèbres. Mais l'homologation du processus montant généralement recourbée vers l'avant est plus facile si l'on admet la seconde manière de voir. Il existe bien, au-dessus de la zygapophyse postérieure, une petite épine, mais elle est recourbée vers l'arrière. — Nous ne concluons pas.

De nombreux auteurs (NUSSBAUM (1881), BLOCH (1900), SACHS (1912), REIS (1905)) ont discuté de l'origine des ossicules. GUYÉNOT (1909), dans son mémoire sur les fonctions de la vessie natatoire, résume leurs opinions. Tous s'accordent à reconnaître les stapedes comme les branches de l'arc supérieur de la première vertèbre. Les observations qui précèdent porteraient donc à croire que les zygapophyses antérieures de la deuxième vertèbre concourent à la formation de ces ossicules, mais ce cas, unique pour le moment, demande à être confirmé.

L'*incus* (fig. 11: i) est réduit à une petite pastille osseuse, emprisonnée dans les ligaments interossiculaires. Son bord postérieur en émerge quelque peu.

Le *malleus* (fig. 10 et 11: m), dans son ensemble, est bien celui d'un Siluride; mais son extrémité postérieure, au lieu de se prolonger, comme chez *Silurus*, *Ameiurus*, *Pimelodus*, dans une palette¹ recourbée vers le bas, demeure horizontale, aplatie dans le même sens que le corps de l'os et terminée en pointe. La palette osseuse

¹ Ossification secondaire d'un ligament et non dépendance originelle de l'os.

existe cependant, mais réduite à une petite crête d'insertion située un peu en arrière de l'apophyse médiane. Les autres parties diffèrent très peu du type pimélode. Nous renvoyons aux figures. Notons encore l'extrême finesse de son attache au complexe vertébral: c'est un pédoncule osseux, étroit, aplati latéralement, assez souple pour jouer le rôle d'une articulation. Les coupes horizontales montrent nettement qu'il dépend de la troisième vertèbre dont il serait la côte fortement modifiée, selon les auteurs cités plus haut.

Une attache aussi fine ne supporterait pas la traction exercée par la vessie lorsqu'elle se dilate, si elle n'était renforcée par deux ligaments. Le premier, très court, mais possédant une grande surface d'insertion, forme la limite entre la partie libre du malleus et sa partie implantée dans les membranes de la vessie. Il relie la face supérieure de l'os à la base des pleurapophyses, le soutient et l'empêche d'être refoulé vers l'avant par le gonflement de cet organe. On peut le nommer: ligament suspenseur. Le deuxième, plus mince, partiellement antagoniste du premier, est celui dont nous avons mentionné la crête d'insertion. Il joint la face inférieure de l'os à l'extrémité du processus descendant des pleurapophyses. Il représente ce que JAQUET (1898.) appelle la « lame fibreuse », THILO (1908.) « die Platte ». Enfin, oblique de bas en haut et d'arrière en avant, il s'oppose à un retrait du malleus lors de la contraction de la vessie.

Ainsi suspendu, le malleus ne peut osciller que dans un seul plan et seulement sous un angle assez faible. Son fonctionnement ne risque pas de provoquer la déchirure des membranes délicates de l'oreille; les plus grandes variations de volume de la vessie ne porteront jamais préjudice au labyrinthe.

Chez les Cyprins, le malleus, articulé dans une charnière, ne peut pas subir de déviations importantes, toutefois, la vessie en se dilatant, le ferait tourner sur son axe transversal, s'il n'était appuyé aux apophyses transverses I et II, dont le rôle « canalisateur » du mouvement paraît évident.

FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL DE WEBER.

Nous avons vu que le malleus peut exécuter autour de son point d'attache un léger mouvement de rotation dans un plan horizontal (Silures), ou oblique (Cyprins). Cette oscillation, transmise aux

stapedes par le ligament interossiculaire, les écarte ou les rapproche du plan médian et par là, dilate ou comprime les espaces périlymphatiques qu'ils limitent extérieurement (atria). La périlymphe est à son tour refoulée ou attirée et ces fluctuations se produisant dans le liquide baignant le sinus impair, sont transmises à l'oreille interne. La figure 11 donne une idée de ces rapports.

Chaque dilatation de la vessie natatoire répond à une compression de la périlymphe et par suite à un afflux de l'endolymphe dans les saccules.

Chaque rétraction détermine dans ces liquides un mouvement inverse aboutissant à la réplétion des atria et du sinus impair.

Ce jeu qui, du moins en ce qui concerne l'oscillation du malleus, peut être facilement contrôlé expérimentalement sur un *Silurus glanis* fraîchement tué, ne se conçoit pas nécessairement tel que nous venons de le décrire lorsqu'on examine l'appareil du *Phreatobius*. En effet, le ligament interossiculaire y est si long, qu'on se demande comment il peut transmettre utilement aux stapedes la pression du malleus. Le phénomène actif, si l'on peut dire, ou qui du moins doit exercer sur les ossicules une action irrésistible, est la distension de la vessie. Or, le malleus ne le transmet aux stapedes qu'après compression du dit ligament lequel paraît bien plutôt devoir être utilisé comme organe de traction. Au fait, lorsque la vessie diminue de volume, il fonctionne comme tel, mais c'est un mouvement en quelque sorte passif.

La longueur du ligament interossiculaire est donc une cause de retard dans la transmission des pressions mais peut-être doit-on l'interpréter comme un utile amortissement. Il ne faut pas oublier qu'aux extrémités de la chaîne d'ossicules, il y a d'une part un organe subissant des variations de volume parfois brusques et de grande amplitude, de l'autre, des vésicules délicates dont les membranes, très fines, renferment un appareil sensoriel.

Les sacs paraduraux peuvent aussi jouer le rôle d'amortisseurs. La périlymphe contenue dans les atria, chassée sous la pression des stapedes, n'afflue pas seulement autour du sac endolympatique, mais dans les sacs paraduraux grâce au petit canal que nous avons décrit plus haut. De ce fait, l'endolymphe ne reçoit qu'une partie de la pression transmise. Pareillement, la succion produite par l'écartement des stapedes ne s'exerce que d'une façon réduite sur ce liquide.

Pour que, malgré ces atténuations, les variations de volume de la vessie puissent être perçues, il faut un organe récepteur nettement différencié, muni de cellules sensorielles. L'opinion encore exprimée en 1908 par THILO¹ que ce sont la moelle et le cerveau qui ressentent directement ces fluctuations, ne suffit pas. Il est certain que les liquides céphalo-rachidiens subissent par contre-coup des variations de pression capables de provoquer chez le Poisson une sensation vague, un malaise particulier et il se peut aussi que dans certaines espèces ce soit là l'effet principal du fonctionnement de l'appareil de Weber. Toutefois, en ce qui concerne le *Phreatobius* et l'*Ameiurus*, seuls Poissons chez lesquels nous ayons examiné en détail, d'après des coupes, ce dispositif manométrique, il nous paraît clair que c'est le labyrinthe qui joue le rôle d'enregistreur et plus particulièrement le saccule, comme nous le montrerons plus loin. Au reste, la plupart des auteurs signalent l'oreille interne comme le siège de la perception. GUYÉNOT (1909), l'un des derniers qui se soient occupés de la question, le fait en ces termes (p. 275): « Les changements de tension de ce milieu (espaces périlymphatiques) retentissent sur le labyrinthe membraneux, sans qu'on puisse dire quelle partie est plus particulièrement impressionnée par ces variations ». Or nous estimons qu'une recherche anatomique doit permettre de déterminer cette « partie » avec une certaine vraisemblance. En effet, si l'on étudie de près les vésicules auditives, on remarquera dès l'abord que le saccule est disposé de manière à percevoir à lui seul la grosse part des fluctuations auxquelles est soumise l'endolymphe. Nous n'hésitons pas à considérer sa « tache acoustique » comme l'organe sensoriel de l'appareil de Weber. Lorsque la pression est très forte, la lagena la percevra à son tour mais il nous semble douteux que l'utricule et les canaux semi-circulaires entrent en fonction (du moins chez les deux Silures précités).

Il est difficile de se faire une idée précise de la façon dont les taches acoustiques sont impressionnées. Nous avons vu que toute augmentation de volume de la vessie aboutit à une compression du saccus endolymphaticus dont la membrane, très fine, ne doit

¹ THILO, O. *Die Bedeutung des Weberschen Knöchelchen*. Zool. Anz., Bd. 22 Nr. 26, 1908, p. 778-789. — Page 780: Die Deckel (stapedes) üben einen Druck auf die Flüssigkeit des Rückenmarkes und Gehirns aus und zeigen so dem Fische an, wie hoch der Luftdruck in seiner Blase ist.

offrir aucune résistance appréciable. L'endolymph afflue donc dans les deux saccules; il se produit un réel courant qui mettra en mouvement leurs otolithes. Chez le *Phreatobius*, ce dernier phénomène paraît inévitable. En effet, au-dessous de l'ouverture qui fait communiquer le sinus impair avec le saccule, l'otolithe présente une large surface en forme de selle, très propre à « recevoir » le courant; en outre, cet otolithe divise le saccule en plusieurs compartiments, aussi tout apport de liquide dans l'un ou l'autre d'entre eux le fera nécessairement bouger. Un apport semblable doit avoir encore un autre effet, si la pression est très forte, celui de distendre le saccule et éventuellement la lagena. Leurs maculae sont peut-être sensibles à cette action, toutefois chez le *Phreatobius*, elle ne peut être bien prononcée, à cause de l'exiguité des espaces périlymphatiques. Chez l'*Ameiurus*, ces espaces sont plus grands, mais ils communiquent avec les atria¹, par conséquent il se produira dans la périlymphe un courant parallèle à celui de l'endolymph et la dilatation des vésicules endolymphatiques sera limitée. Enfin, chez des Poissons de grande taille, le *Silurus glanis* par exemple, ces vésicules sont entourées d'un fort cartilage¹, les variations de volume qu'elles peuvent subir se réduisent à un minimum. Nous pouvons donc regarder le va et vient de l'endolymph à l'entrée du saccule comme l'excitant principal de la sensibilité manométrique, excitant qui peut être renforcé par l'oscillation de l'otolithe.

NUSBAUM, dans son intéressante étude sur l'appareil de Weber des Cyprinoïdes (1881), signale la présence, chez la Carpe, d'une petite tache acoustique supplémentaire, située à la base des canaux afférents du sinus impair. Il la nomme: *macula ductus endolymphatici*. (Nous avons vu qu'il homologue ces canaux aux canaux endolymphatiques.) Il attribue à ces cellules sensorielles le rôle important de renseigner le Poisson sur les états de distension de sa vessie et par suite de lui permettre de régler à volonté son ascension et sa descente. Ce dernier point a été reconnu inexact, mais il est frappant que la découverte de cette macula n'aie pas été davantage remarquée par les auteurs qui se sont occupés de la question

¹ Chez le *Phreatobius*, du cartilage peu compact, semi-conjonctif, existe déjà autour des $\frac{2}{3}$ postérieurs du saccule (voir fig. 13), autour de la lagena et d'une partie de l'utricule.

après lui, car sa fonction paraît dépendre uniquement de celle de l'appareil de Weber et nécessite un transfert, si petit soit-il, d'une partie de l'endolymphe du sinus impair dans les saccules. Autrement, on ne comprendrait pas de quelle manière ses cellules sensorielles seraient impressionnées.

Si le *Phreatobius* ni l'*Ameiurus* ne possèdent de *maculae ductus endolymphatici*, en revanche, comme nous l'avons exposé plus haut, leurs *maculae sacculi* sont tout à fait aptes à percevoir les courants provoqués dans l'endolymphe par la dilatation ou le resserrement du sinus impair. Nous avons accepté d'emblée l'existence d'un flux et d'un reflux au sein de ce liquide (voir l'énoncé du fonctionnement, p. 361) parce que l'appareil du *Phreatobius* la rend nécessaire (forme et dimensions du saccus, finesse de ses membranes, etc.). Elle est moins évidente dans les espèces dont le sinus est entièrement entouré de périlymphe, mais le fait que cette vésicule conserve des parois fines, aisément déformables, quand le labyrinthe devient cartilagineux, nous paraît assez significatif à cet égard.

En faveur de l'hypothèse que le saccule est l'enregistreur des fluctuations du volume de la vessie, signalons encore l'extrême exiguité de l'ouverture qui le fait communiquer avec l'utricule. Cette ouverture présente même une sorte de valvule (voir fig. 13). Lorsque le liquide chassé du sac endolymphatique afflue dans le saccule, il dilate le diverticule en doigt de gant¹ appuyé à la base de l'utricule; cette dilatation supprime la communication entre ces deux parties du labyrinthe. Ainsi le saccule et éventuellement la lagena restent les seuls enregistreurs.

Lorsque le liquide se déplace en sens inverse, il peut se produire un léger écoulement d'endolymphe de l'utricule dans le saccule. Dans ce cas, l'organe sensoriel récepteur devient la *macula neglecta*, placée comme un poste de contrôle, tout près de l'ouverture mentionnée plus haut.

Un dispositif semblable s'observe chez *Ameiurus*, nous ignorons s'il se retrouve chez les Cyprins et les autres *Ostariophysi*. Il favorise certainement la perception en concentrant sur un petit espace les effets de la compression du sinus impair, mais sa présence ne paraît pas indispensable. Il ne faudrait pas s'imaginer non plus que cette valvule fonctionne d'une manière parfaite; tant que le saccule ne

¹ Ce diverticule représente le canal endolymphatique atrophié.

reçoit pas l'apport de liquide résultant de la mise en jeu de l'appareil de Weber, elle reste ouverte et permet une circulation dans le sens de l'utricule.

Ces quelques remarques montrent que l'étude anatomique peut apporter quelque précision à la question du lieu de la perception manométrique. Cependant, nous sommes encore bien loin d'avoir répondu à tous les problèmes que pose ce curieux organe de sens.

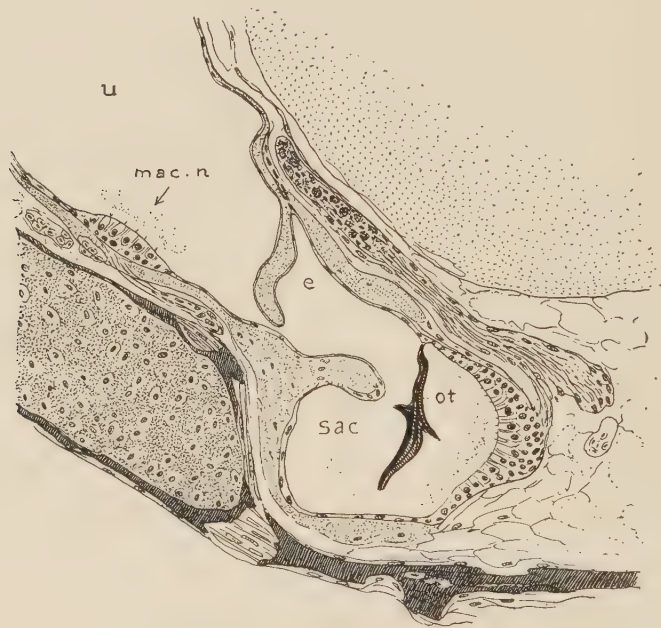


FIG. 13.

Valvule utriculo-sacculaire du *Phreatobius*. *e* = canal endolymphatique, autres désinences, voir fig. 11.

Par exemple, nous ne savons rien des conditions de pression régnant à l'intérieur des vésicules périlymphatiques et endolymphatiques. Ce que nous avons dit du fonctionnement de l'appareil de Weber suppose que l'endolymphe, au repos, n'est pas soumise à une pression plus forte que la périlymphe et que les membranes conservent une élasticité moyenne, propice à la transmission des déformations. Lorsque la vessie se dilate, il y a dans ces liquides augmentation de pression; lorsqu'elle se contracte, diminution de pression. Les

maculae sont-elles capables d'enregistrer ces variations ? C'est probable, mais difficile à vérifier.

Le rôle acoustique souvent attribué à l'appareil de Weber demeure très problématique. La vessie natatoire du *Phreatobius*, très large, touche la peau des flancs, comme chez l'Amiure; les vibrations sonores se transmettront facilement à ses membranes et par suite aux mallei, mais, à cause des ligaments, elles arriveront au labyrinthe plutôt atténuées qu'amplifiées. De plus, ces vibrations, transmises par les osselets gauches et droits, se rencontreront dans le sinus impair; si elles peuvent être synchroniques dans certains cas, d'habitude il se produira des battements et elles pourront même s'annuler. Dans ces conditions, l'appareil de Weber, s'il concourt à la propagation des ondes sonores, ne semble du moins pas apte à fournir au Poisson qui en est pourvu une audition précise. Enfin, d'une manière générale, l'audition des Poissons n'est pas démontrée. Les expériences qui s'y rapportent sont contradictoires, la plupart négatives, confirmées par l'absence de l'organe de Corti, donnent à penser que ces vertébrés sont sourds.

L'appareil de Weber est donc essentiellement un manomètre. Il nous reste à dire quelques mots de l'utilité qu'on peut lui attribuer. Pour la comprendre, il est nécessaire de connaître les fonctions de la vessie natatoire. C'est une question fort débattue qu'il serait trop long d'exposer ici en détail. Son grand intérêt nous pousse cependant à lui consacrer quelques lignes. Nous nous bornerons à résumer les principales idées émises, en renvoyant le lecteur désireux d'un complément d'informations à l'excellent mémoire de M. GUYÉNOT, cité plus haut.

BORELLI, en 1685, émit l'hypothèse que la vessie natatoire est un organe non seulement hydrostatique mais locomoteur. Selon lui, le Poisson peut, à son gré, c'est-à-dire par des contractions musculaires, en modifier le volume et par suite se faire monter ou descendre sans le secours de ses nageoires. Cette hypothèse, très séduisante, eut de nombreux adhérents. CUVIER l'admit et son autorité suffit à la faire accepter d'un grand nombre. En 1843, MÜLLER, partisan de cette théorie, imagina que les Cyprins, grâce à leur vessie double, peuvent changer d'attitude en refoulant la masse gazeuse d'un compartiment à l'autre. MONOYER adopta cette idée et la propagea en France. Mais, depuis une cinquantaine d'années, ces deux hypothèses eurent à subir de sérieuses attaques.

En 1866, GOURIET publie dans les Annales des Sciences Naturelles (Zoologie) un article où il cherche à démontrer que « ce n'est point parce qu'il presse ou dilate sa vessie que le Poisson monte ou descend, c'est plutôt parce qu'il descend ou monte que sa vessie se trouve pressée ou dilatée » et quelques années plus tard (1876), MOREAU est amené par l'expérience à réfuter tous les arguments de BORELLI. Il confirme l'idée de GOURIET en soumettant le Poisson à une série d'expériences d'où il résulte que, privé de l'usage de ses nageoires, l'animal est incapable de mouvements ascensionnels volontaires, qu'il subit, au contraire, les variations de volume de sa vessie, variations résultant de l'augmentation ou de la diminution de la pression extérieure et que son seul moyen de réaction, lorsqu'il est Physostome, est l'expulsion du gaz par le canal pneumatique. Lorsqu'il nage librement, on constate que son volume varie avec le niveau auquel il se trouve : chaque descente le réduit, chaque montée l'augmente. Comme la densité de l'eau est pratiquement la même partout, le Poisson n'est en équilibre qu'à un certain niveau. S'il s'en écarte en plus ou en moins, il est poussé vers la surface ou vers le fond avec une vitesse croissante. Ses nageoires, évidemment, lui permettent de combattre facilement cette action. On sait, cependant, que certains Poissons des profondeurs amenés à la surface par les filets ont une vessie tellement distendue qu'ils seraient incapables de regagner le niveau auquel ils sont accoutumés. Selon MOREAU, le rôle de la vessie natatoire peut être donc :

- 1^o « de donner au Poisson la densité de l'eau à un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre ;
- 2^o de faciliter, dans une certaine mesure, par les variations passives de son volume, les déplacements en hauteur du Poisson. »

En 1887, CHARBONNEL-SALLE reprit les expériences de MOREAU et obtint des résultats tout à fait concordants. Enfin, GUYÉNOT soumit à son tour différents Poissons de la famille des Cyprins à des expériences analogues à celles de ces auteurs et réfuta avec succès les objections que leur avait faites JÄGER qui cherchait à restaurer la théorie de BORELLI.

Le plan d'équilibre (ou plan des moindres efforts comme l'a aussi appelé MOREAU), qui varie suivant l'espèce, peut également

varier pour un individu donné. C'est un phénomène résultant de la sécrétion plus ou moins abondante des gaz intravésicaux et de leur résorption (Physoclistes) ou expulsion (Physostomes). Le Poisson est capable de s'adapter lentement à un niveau différent de celui qui représentait son plan d'équilibre. L'expérience le prouve. Le Serran par exemple, qui vit à des profondeurs d'une trentaine de mètres, peut être tenu en aquarium. Quand on le pêche, il arrive à la surface, la vessie distendue, mais il n'en meurt pas toujours; parfois l'organe reprend lentement ses dimensions habituelles. Le Serran, *Serranus cabrilla*, est physocliste, c'est donc grâce à l'ovale, organe d'absorption des gaz intravésicaux, que cette adaptation a pu se faire.

La thèse de BORELLI implique l'existence de muscles dans les membranes vésicules ou autour d'elles. Or, ces muscles n'existent pas, du moins chez nos Poissons les plus communs, ceux qui ont été le plus souvent pris en considération dans le présent débat. BORELLI avait pris pour éléments musculaires les épaississements fibreux qui se trouvent chez les Cyprins au niveau de l'étranglement intervésical. JÄGER crut remarquer des bandes de fibres lisses à la face ventrale de la vessie. Ces auteurs pensaient donc que leur théorie était confirmée par des faits anatomiques. CHARBONNEL-SALLE, le premier, montra que leurs observations étaient superficielles; un examen approfondi de la vessie d'une Tanche ne lui révéla aucune trace de muscles et il put démontrer la non-contraction électrique de cet organe. GUYÉNOT confirma son observation. Il ne constata également aucune musculature vésicale chez *Abramis brama*, *Leuciscus rutilus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*. JAQUET (1899) décrit avec soin la tunique de la vessie du *Silurus glanis* sans mentionner la présence de muscles¹. Enfin, nous n'avons pas trouvé de fibres musculaires dans celle du *Phreatobius*. Des muscles vésicaux se remarquent, en revanche, chez les Poissons dont la vessie joue occasionnellement un rôle phonateur (Trigles, Cycloptères, certains Pimélodes, etc.). Toutefois, soumis à l'expérience, un Trigle ne se comporte pas autrement qu'une Carpe; sa musculature vésicale n'est pas mise en fonction pour produire des déplacements verticaux.

On a pensé que les muscles des parois du corps pourraient exercer

¹ WRIGHT, RAMSAY n'en mentionne pas non plus chez l'*Amiure*.

une compression sur la vessie. L'expérience montre que cette compression existe, mais qu'elle est insignifiante et ne se produit que lorsque le Poisson est en mouvement.

La théorie de MOREAU a donc pour elle un certain nombre d'excellents arguments. Elle vaut assurément pour les Cyprins. Les Silures, autant que nous sachions, n'ont pas encore été l'objet de recherches hydrostatiques mais on peut présumer qu'ils ne se comporteront pas différemment; peut-être même certains d'entre eux, tels que l'*Ameiurus* et le *Phreatobius*, se montreront-ils plus sensibles à la pression, parce que la dilatation de leur vessie n'est pas entravée latéralement par des côtes et des muscles.

Un Amiure que nous tenons en aquarium a visiblement un plan d'équilibre très haut situé qu'on peut placer au maximum à 5 cm. de la surface. Il se maintient volontiers à ce niveau-là, le corps vertical, immobile, ou un peu au-dessus, dans ce cas le museau appuyé à des plantes flottantes. Au-dessous, c'est-à-dire dans la plus grande partie de l'aquarium, il se meut comme un « plus lourd que l'eau », on le voit lentement descendre dès qu'il interrompt ses mouvements. Il se repose facilement sur le fond.

Du moment que la vessie subit passivement les modifications de volume dont elle est susceptible, l'appareil de Weber prend tout naturellement le rôle d'un avertisseur de la pression qui y règne. Nous ne pouvons pas savoir si, grâce à ce manomètre, le Poisson est conscient du degré de tension de ses membranes vésicales, mais, depuis les expériences de GUYÉNOT, nous savons que l'appareil de Weber, mis en fonction au moment où la vessie se dilate, déclenche, par voie réflexe probablement, le relâchement du sphinctère pneumatique. Si l'on sectionne, chez une Carpe ou une Tanche, le faisceau qui relie la vessie au malleus, l'échappement des gaz ne se produit plus que pour une pression exagérée. Au moyen d'une fistule pneumatique, cet auteur pouvait, en effet, faire varier la pression intravésicale d'une Tanche et mesurer le degré de pression nécessaire à provoquer chez elle une expulsion de bulles de gaz. De cette façon, il put démontrer aussi que pendant la vie la résistance opposée par le sphincter est toujours plus grande qu'après la mort.

On peut objecter à ces expériences qu'elles placent le Poisson dans des circonstances anormales ou tout au moins exceptionnelles. Des différences de pression aussi rapides et étendues que celles

créées par l'auteur dans la vessie de son sujet, ne peuvent se produire dans la nature que lors d'un déplacement en hauteur du Poisson. Or, dans ce cas, la sensation occasionnée chez lui par le fonctionnement de l'appareil de Weber n'est pas la seule capable de provoquer le réflexe inhibiteur de la tonicité du sphinctère, d'autres sens peuvent entrer en jeu. Les Physostomes privés de l'appareil de Weber (Brochets par exemple) possèdent nécessairement un autre centre d'excitation inhibitrice mais, autant que nous sachions, ce dernier n'a pas encore été précisé. On ne peut donc attribuer à un appareil aussi compliqué le rôle unique de déclencheur d'un acte réflexe très rarement exécuté. Il doit en avoir d'autres mais jusqu'à présent, on n'est pas encore parvenu à les démontrer expérimentalement.

Il faut écarter l'idée que ce manomètre fournit au Poisson une sensation précise comparable à celle du toucher. Nous avons vu qu'il agit sur les maculae du saccule; mais ces maculae, comme celles des canaux semi-circulaires, sont le lieu de perceptions vagues, déterminant des réflexes moteurs. Chez le Poisson nageant librement, l'appareil de Weber joue certainement le rôle d'un régulateur de la locomotion. Le relachement du sphinctère pneumatique est précédé d'autres actes réflexes qui ont leur siège dans les nageoires. En effet, le Poisson peut être soumis soit par le jeu des courants soit par les différences de pression à des forces dirigées dans n'importe quel sens. STEINMANN (1914) a montré de quelle manière il réagit aux courants grâce à l'action de sa ligne latérale et de ses canaux semi-circulaires; pour réagir aux variations de la pression, il lui faut également un organe de sens et un centre réflexe: la vessie et sa communication avec le labyrinthe remplit à cet effet toutes les conditions requises. Lorsque l'animal nage horizontalement, au-dessous de son plan d'équilibre, ses mouvements de propulsion doivent être dirigés de manière à combattre la force qui tend à le faire descendre (il se trouve à peu près dans la condition des Poissons privés de vessie mais il n'a pas, comme les Sélaciens, des nageoires pectorales formant plan de sustentation en même temps que gouvernail de profondeur; il lui faut une manœuvre assez délicate pour régler sa direction verticale — dans le cas présent, pour maintenir son horizontalité). Lorsqu'il se meut au-dessus de son plan d'équilibre, il doit compter au contraire sur une force ascensionnelle.

Or, dans ces deux situations, l'appareil de Weber agit différemment sur le labyrinthe: dans la première, l'endolymphe est attirée hors du saccule, dans la seconde, elle y est refoulée. Si l'animal nage au niveau de son plan d'équilibre, tout écart vers le haut ou vers le bas pourra être corrigé grâce au fonctionnement automatique du dit appareil.

Même lorsqu'il s'agit de déplacements obliques, au cours desquels le Poisson subit une accélération¹, on se rend compte aisément du rôle utile que peut jouer ce manomètre. Il serait trop long d'entrer ici dans plus de détails. Nous avons supposé le Poisson en mouvement parce que dans cet état il est moins apte à percevoir par d'autres sens ses changements de niveau (autrement dit s'il dérive du côté de son dos ou du côté de son ventre).

L'appareil de Weber est disposé de manière à provoquer dans les saccules une perturbation qu'aucun changement d'attitude n'est capable de produire; les maculae gauche et droite subissent simultanément une excitation spéciale et cependant — selon toute probabilité — du même ordre que celles que reçoivent les maculae des canaux semi-circulaires. Son rôle de régulateur dans la locomotion et l'équilibration du Poisson ne semble laisser aucun doute. Les nombreuses espèces qui ne le possèdent pas ont certainement un dispositif capable de le remplacer mais qui pour l'instant nous échappe.

Enfin, nous avons vu le beau développement que présente cet appareil chez le Silure qui nous occupe. D'après ce qui vient d'être dit, on comprend aisément de quelle importance il peut être pour un Poisson aveugle, puisqu'en dernier ressort, il affine le sens spacial.

¹ Quand le Poisson s'éloigne de son plan d'équilibre, vers le haut ou vers le bas, il subit une poussée archimédienne positive ou négative, d'intensité croissante; sa vitesse est accélérée. Quand il se rapproche du dit plan, il semblerait qu'il dut lutter contre les effets d'une densité trop forte ou trop faible, mais en pratique à mesure qu'il avance, la progression (descente ou montée) lui devient plus aisée parce que sa densité tend vers le point où elle est égale à celle de l'eau. C'est pourquoi MOREAU a pu dire que la vessie « facilite » les déplacements verticaux du Poisson.

CHAPITRE VI

Systématique.

La position systématique du *Phreatobius* n'a pas encore fait l'objet de recherches spéciales. Comme nous l'indiquions en parlant de la morphologie externe, cette question pour être résolue nécessitait une étude anatomique. Notre travail nous permet donc d'apporter quelques précisions mais, pour le dire tout de suite, comme il s'occupe avant tout des organes de sens du Poisson, organes dont l'importance systématique est presque nulle (appareil de Weber mis à part), nous ne disposons pas encore de tous les éléments nécessaires. Toutefois, les données recueillies nous mettent en mesure d'écarter définitivement certaines suppositions émises, d'en confirmer d'autres et de présenter un essai de classification, c'est à cela donc que nous nous bornerons pour le moment.

Avant d'entrer dans le détail, disons quelques mots de la systématique des Silures.

Pour CUVIER et VALENCIENNES, les termes de Silures ou *Siluroïdes* désignaient tous les Malacoptérygiens physostomes dont la peau est privée d'écailles ou munie de plaques osseuses (rappelant celles des Ganoïdes) et la bouche pourvue de barbillons. La famille ainsi définie réunissait une trentaine de genres. Elle fut subdivisée par GÜNTHER en 8 groupes comprenant chacun 1 ou plusieurs sous-familles (voir Traité d'Ichthyologie, 1886). Mais en 1864 déjà, BLEEKER¹ ayant remarqué qu'on ne pouvait réunir en une seule famille des Poissons aussi divers, avait créé 6 familles. Ce nombre fut porté à 11 par GILL¹ en 1872 et enfin à 28 par REGAN en 1911. Pour cet auteur, les Silurides proprement dits ne comprennent plus qu'un nombre très restreint de formes; les genres *Pimelodus* et *Ameiurus* par exemple appartiennent chacun à une famille distincte de même valeur systématique que les Loricaridés ou les Trichomyctéridés. Cette classification ne semble pas avoir été adoptée par tous les auteurs. EIGENMANN (1921 *a*) du moins concer-

¹ Cité d'après EIGENMANN (1890), p. 8.

va les divisions qu'il avait opérées en 1890 et qui correspondent à peu près à celles de GILL. Les voici telles qu'il les présente dans son ouvrage sur les Némathognathes de l'Amérique du Sud:

Ordre: NEMATHOGNATHI

	Familles:	Sous-familles:
I	Bunocephalidae	Bunocephalinae Platycephalinae
II	Diplomystidae	
III	Siluridae	Tachisurinae Callophysinae Pimelodinae Bagrinae Doradinae Auchenipterinae Ageniosinae Clariinae ¹ Silurinae ¹ Malopterurinae ¹
IV	Hypophthalmidae	
V	Pygidiidae (Trichomycteridae)	Cetopsinae Pygidiinae Stegophilinae
VI	Argiidae	
VII	Loricariidae	Loricariinae Hypaptopominae Plecostominae
VIII	Callichthiidae	

Nous adopterons ici cette classification parce qu'elle nous paraît mieux rendre compte des parentés que celle de REGAN.

Les auteurs qui ont parlé du *Phreatobius* ont émis quelques suppositions au sujet de la place qu'il occupe dans la famille des

¹ Ces sous-familles appartenant à l'Ancien Monde et élevées au rang de familles par beaucoup d'auteurs, sont ajoutées par nous d'après BRIDGE (1910). Ce tableau ne renferme qu'une partie des sous-familles actuellement établies, nous n'avons pas eu sous la main de tableau complet.

Silures. GOELDI (1904) dans sa note (publiée dans les Comptes rendus du 6^{me} Congrès international), estime que ce Poisson présente des affinités avec les Trichomyctéridés d'une part et de l'autre avec les Cetopsidés, mais qu'il possède en outre une série d'importants caractères qui oblige à lui faire une place à part entre ces deux groupes ¹.

FUHRMANN (1905) releva les analogies qu'il présente avec les *Clariinae* et en particulier avec les Silures marins du genre *Plotosus*, caractérisées par la grande extension de leur empennage caudal.

EIGENMANN enfin (1917) dit simplement: *Typhlobagrus* and *Phreatobius* belong to the *Pimelodinae*; et plus loin: *Phreatobius* is more remotely related to *Heptapterus*, another but very different member of the *Pimelodinae*. Or les Pimelodes sont une sous-famille des Silurides tandis que les Trichomycteridés (*Pygidiidae*), les Cetopsidés et même les Clariidés (selon beaucoup d'auteurs) forment autant de familles à part. Ainsi, l'observation de EIGENMANN est loin de correspondre à celles des auteurs que nous avons cités, mais (comme nous l'avons signalé déjà, p. 292), c'est elle qui, à tous égards, est la plus satisfaisante. Notre étude l'a confirmée sur bien des points. Nous nous attacherons donc à montrer toutes les relations existant entre *Heptapterus* et *Phreatobius*, ce qui nous permettra de mieux faire valoir ensuite les caractères propres à ce dernier genre. Mais, tout d'abord, voyons en quoi il diffère des Trichomyctéridés, des Cétopsidés et des Clariidés.

Les *Trichomycteridés* ou *Pygidiidés* réunissent un certain nombre de Poissons sud-américains, la plupart très petits et effilés que l'on désigne communément sous le terme de Vandellies. Ils sont caractérisés par leur nageoire dorsale située en arrière des ventrales et la présence très fréquente d'épines operculaires. Les plus petites espèces sont accidentellement parasites de l'homme, en s'introduisant dans ses voies urinaires. Parmi les grandes espèces signalons le *Pareiodon microps* dont il a été question à plus d'une reprise dans les chapitres précédents. L'œil enfin est toujours réduit et

¹ « Ueberhaupt lassen sich eine Reihe von Berührungspunkten auffinden, die Teils zu den Trichomycterinen, Teils zu den Cetopsiden hinüber weisen. Dabei bleiben aber doch auf der anderen Seite wieder gewichtige Charaktere zur Genüge, die auf eine isolierte Stellung zwischen diesen 2 benannten Siluriden Gattungen schliessen lassen. »

souvent caché sous la peau. On comprend qu'à première vue le *Phreatobius* puisse rappeler ces Poissons, mais un examen attentif révèle immédiatement de profondes différences. Extérieurement déjà, il s'en distingue par la forme de sa bouche (aucun Pygididé n'est prognathe), la taille et la place de ses barbillons, l'absence d'armature operculaire. En ce qui concerne l'anatomie, signalons la vessie natatoire libre, c'est-à-dire non emprisonnée dans une capsule osseuse et dépassant de beaucoup, en arrière, les vertèbres coalescentes.

Les *Cetopsidés* comprennent des formes de plus grande taille également sud-américaines, à n. dorsale située en avant des ventrales. En 1890, EIGENMANN en faisait une sous-famille des Pygidiidae, mais ils en sont actuellement séparés pour des raisons anatomiques. Le *Phreatobius* s'en distingue par l'absence de dents vomériennes et par la forme et la position de ses nageoires.

Les *Clariidés* et les *Plotosidés* appartiennent à l'Ancien Monde. Si les analogies externes qu'ils présentent avec notre Poisson avaient été confirmées par l'anatomie, le *Phreatobius* aurait pu figurer parmi les espèces fournissant un argument en faveur de la théorie de l'ancienne jonction de l'Amérique à l'Afrique. En effet, la région de Marajò est selon WEGENER un des derniers points de contact entre ces terres. Ainsi, ce Poisson resté dans les eaux souterraines aurait pu conserver les caractères d'un groupe africain. Il possède cependant quelques particularités importantes le séparant du genre *Plotosus*, telles l'absence d'éperon à la dorsale, 6 barbillons (au lieu de 8-10) et pas de dents vomériennes. Il faut donc le placer ailleurs.

Heptapterus est un genre de Silurides que GÜNTHER avait rapproché des Trichomyctéridés, mais qui fut ensuite transféré par EIGENMANN dans la sous-famille des Pimelodinae. REGAN le place également dans ce groupe qui pour lui constitue une famille (*Pimelodidae*). Nous nous sommes servis pour la comparaison d'un exemplaire de 6 cm. de long déterminé: *Heptapterus eigenmanni* Steindachner. Ses ressemblances avec le *Phreatobius* sont les suivantes:

- 1° Pectorales petites et sans éperon;
- 2° dorsale également inerme à 8 rayons (7 chez *Hept. Mustelinus*, *Phreat.*: 7) et placée au-dessus des ventrales;

- 3° anale très longue à 24 rayons (*Phreat.* 24);
 4° caudale arrondie unie à l'anale et prolongée sur la face dorsale de l'extrémité du corps;
 5° l'adipeuse n'existe pas en temps que nageoire séparée, elle peut être comprise dans la prolongation de la caudale;
 6° barbillons au nombre de 6 (2 maxillaires + 4 mentionniers);
 7° dents sur le prémaxillaire et le dentaire;
 8° vessie natatoire réniforme comprenant une chambre antérieure et 2 chambres postérieures séparées par une cloison longitudinale;
 9° apophyses transverses des vertèbres coalescentes unies à leur base seulement ¹.

Ainsi, comme on voit, les termes de rapprochement entre le *Phreatobius* et l'*Heptapterus* sont nombreux. Nous n'avons signalé ici que les principaux et en particulier ceux qui ont une valeur systématique reconnue. Mais il existe aussi des différences. Elles ne portent pas toutes sur des caractères figurant dans les diagnoses mais elles n'en sont pas moins importantes.

Pour les mettre mieux en valeur, nous avons dressé le tableau comparatif suivant:

Phreatobius cisternarum
Goeldi.

Heptapterus eigenmanni
Steindachner.

1. Allongement du corps.

h ²	1	tête ³	1	h	1	tête	1
— = —		— = —		— = —		— = —	
14	11	corps	2,09	1	7	corps	1,57

2. Nombre de vertèbres.

62 (corps 23; queue 39).

49 (corps 15; queue 34).

¹ C'est un des caractères qui distinguent pour REGAN les genres *Pimelodella*, *Heptapterus* et *Nannoglanis* des *Pimelodes* typiques.

² Hauteur du corps à la ceinture scapulaire.

³ Longueur de la tête prise du museau à l'extrémité de l'opercule; corps, de ce dernier point à l'anus.

⁴ Longueur du corps de la première vertèbre à la base des rayons de la n. caudale.

3. Mâchoire inférieure.

plus volumineuse que la mâchoire supérieure et la dépassant notablement.

moins volumineuse que la mâchoire supérieure et ne la dépassant pas.

4. Muscles masséters.

se réunissent au vertex et atteignent la neurapophyse de la vertèbre III; recouvrent presque entièrement la fontanelle fronto-occipitale.

laissent à découvert le frontal et le supra-occipital et ne dépassent pas en arrière, la crête postérieure de l'hyomandibulaire.

5. Fontanelles.

une seule fontanelle très large et très longue occupant la plus grande partie du plafond de la cavité cranienne.

deux fontanelles très étroites, séparées par un isthme situé un peu en arrière des yeux.

6. Nageoires.

prolongations de la caudale munies de rayons accessoires dans toute leur étendue (50 dorsaux et 22 ventraux; environ 2 par somite de part et d'autre).

prolongations membraneuses, 10 rayons (5 supérieurs, 5 inférieurs) seulement portés par les 3½ derniers somites.

On voit que les proportions des différentes régions du corps varient passablement d'une espèce à l'autre. L'*Heptapterus* doit son allure élancée surtout à l'allongement de sa région caudale. On peut aussi établir le rapport de longueur d'après le nombre des vertèbres de ces 2 Poissons et on obtient pour le corps:

$$\frac{Phr.: 23}{Hept.: 15} = 1,53$$

$$\text{et pour la queue: } \frac{39}{34} = 1,01.$$

Chez le *Phreatobius*, le corps est donc sensiblement plus long que chez l'*Heptapterus*.

Le nombre total des vertèbres du *Phreatobius* dépasse de 2 unités le maximum indiqué par REGAN pour les Pimélodes; mais pour un Poisson presque anguilliforme, il est encore relativement restreint. Cela tient à ce que la vertèbre, prise isolément, est passablement plus allongée que celle des autres Silures, du moins de ceux que nous avons examinés. Ce fait témoigne peut-être d'une action du milieu. Les cavernicoles (Protée, Typhlomolge, etc.) sont fréquemment de forme plus allongée que leur plus proches voisins vivant au jour. Au point de vue systématique, ces différences numériques ont certainement leur importance. D'après les chiffres de REGAN, les Pimelodes qui ont 60 vertèbres possèdent une queue relativement plus longue que ceux qui en ont 42. Or chez le *Phreatobius* qui a 62 vertèbres, c'est le corps, au contraire, qui concourt le premier à l'accroissement numérique de celles-ci.

Les dimensions de la mâchoire inférieure distinguent aussi notre Poisson de tous les Pimelodes, autant que nous pouvons en juger. Il faut aller jusqu'au *Silurus glanis* pour retrouver ce caractère.

Les masséters présentent chez le *Phreatobius* un développement tout à fait extraordinaire (fig. 14). Leur volume est évidemment proportionnel à celui de la mandibule mais même chez le *Glanis* il est loin d'atteindre, par rapport au reste de la tête, l'amplitude que l'on observe ici, puisque chez ce Silure le milieu de la tête n'est pas couvert par ces muscles, lesquels s'arrêtent à l'extrémité du crâne. Pourtant, à ce point de vue, c'est du *Glanis* que le *Phreatobius* se rapproche le plus. Aucun Pimelode n'a des masséters recouvrant les fronto-occipitaux. Chez beaucoup d'entre eux, la face supérieure de la tête se couvre de plaques osseuses dermiques soudées au crâne et ne laissant aux muscles que les régions jugulaires et operculaires.

Chez les Pygidiidés, par contre, il existe des formes dont le crâne est couvert par des muscles. C'est le cas du *Pareiodon microps*; mais ces muscles sont, sur le frontal, les releveurs du maxillaire, sur l'occipital, les releveurs de l'opercule (dont la mobilité très grande est en relation avec les épines qu'il porte); les masséters atteignent la ligne de faite des frontaux et des occipitaux, mais ne se rejoignent pas sur la ligne médiane et ne dépassent pas l'opercule.

Il existe peut-être des Silures possédant des masséters compara-

bles à ceux du *Phreatobius* (nous n'avons pas pu passer en revue le millier d'espèces du groupe), mais nous ne saurions guère dans quelle sous-famille les chercher, si ce n'est dans les *Silurinae*.

Ce qu'il importe de dire pour l'instant, c'est que ce caractère n'est pas d'un Pimélode et n'existe pas chez l'*Heptapterus*, qui, à bien des égards, peut être considéré comme un intermédiaire entre les Pimélodes typiques et le *Phreatobius*.

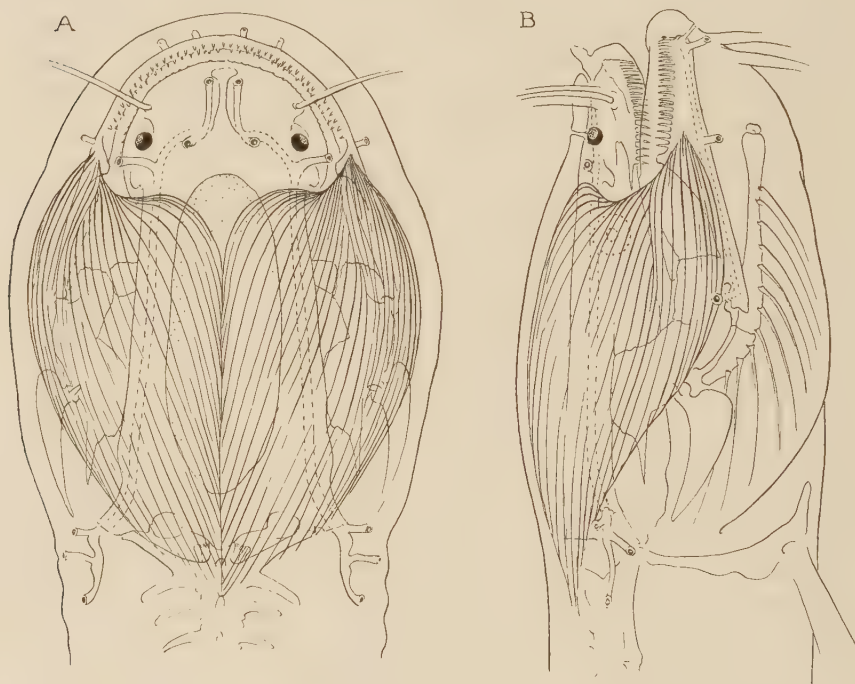


FIG. 14.

Extension des masséters (M). La place occupée par l'œil chez *Heptapterus* est indiquée en pointillé sur le dessin de droite.

Nous avons déjà parlé (p. 292) de la grande extension des *rayons accessoires de la caudale*, comme d'un caractère propre au *Phreatobius*. Ces rayons existent chez tous les Silures mais leur nombre varie en général dans des limites assez restreintes, d'habitude, ils vont en décroissant à mesure que l'on s'éloigne de la nageoire proprement dite et n'existent plus au niveau du dernier rayon de l'anale. Chez les *Clarias*, les *Saccobranhus* et les *Silurus*, l'anale

rejoint la caudale mais sans se souder à elle; chez certains Pygidiides, ils sont tant dorsalement que ventralement assez nombreux mais comme chez les Pimélodes ils s'arrêtent avant de toucher l'anale. Nous avons vu que chez l'*Heptapterus* une expansion membraneuse existe aux endroits occupés par ces rayons chez le *Phreatobius*. L'expansion précède le rayon. Il y a donc parenté. Cette différence (N° 6 du tableau) ne suffirait pas à elle seule, à placer le *Phreatobius* en dehors des Pimelodinae. On reconnaît les rayons accessoires de la queue à leur aspect plus grêle et au fait qu'ils sont au nombre de 2 par somite (voir pl. 2, fig. 4), tandis que dans l'anale chaque segment ne porte qu'un rayon. Une caudale prolongée sur les faces supérieures et inférieures se présente notamment chez les Plotoses comme nous l'avons dit; mais chez eux, d'après la planche de CUVIER, il semble qu'on ne distingue pas de limite nette entre le domaine anal et le domaine caudal.

Avant de conclure, il nous reste à dire encore quelques mots du crâne. La figure que nous en donnons ici présente encore bien des lacunes: ainsi le contour exact de chaque os n'a pas pu être établi partout. Il est très long de rechercher le tracé des sutures d'après des coupes et même en étudiant l'exemplaire immergé dans la tétraline. Nous sommes cependant en mesure d'indiquer les traits principaux.

Le crâne du *Phreatobius* (fig. 15) frappe au premier coup d'œil par sa *fontanelle* qui a conservé des dimensions tout à fait remarquables. Elle est si grande que les frontaux, parfaitement ossifiés, se trouvent réduits à deux tubes entourant les canaux de la ligne latérale. La membrane qui l'occupe est extrêmement fine, à peine plus épaisse qu'une aponévrose. Une pareille disposition est probablement en rapport avec le développement des masséters, lesquels fournissent une protection suffisante au cerveau. Mais il reste en avant un espace triangulaire que la peau seule recouvre. Le crâne présente ainsi un aspect embryonnaire bien que le cartilage n'y soit pas abondant. Il doit y avoir eu pour toute la région fronto-occipitale un arrêt du développement normal. Nous n'avons pas trouvé d'exemples d'un semblable arrêt chez les autres Silures.

La région *ptérygoïdienne* a pour REGAN (1911) une importance systématique, mais en comparant ses données de celles d'ALLIS (1904) nous avons trouvé des contradictions assez embarrassantes. REGAN indique pour les *Ameiurinae*: absence de ptérygoïdes, or

Ameiurus, d'après ALLIS, possède un métaptérygoïde bien caractérisé. Nous ne voulons donc pas nous servir ici de ce critère. Chez le *Phreatobius*, il existe une lame triangulaire placée horizontalement dans les tissus du plafond de la cavité buccale et insérée au bord supérieur de l'os carré. Le palatin n'existe pas comme os isolé, cette lame représente donc à elle seule tout l'appareil palato-ptérygoïdien (voir fig. 15, pt-p).

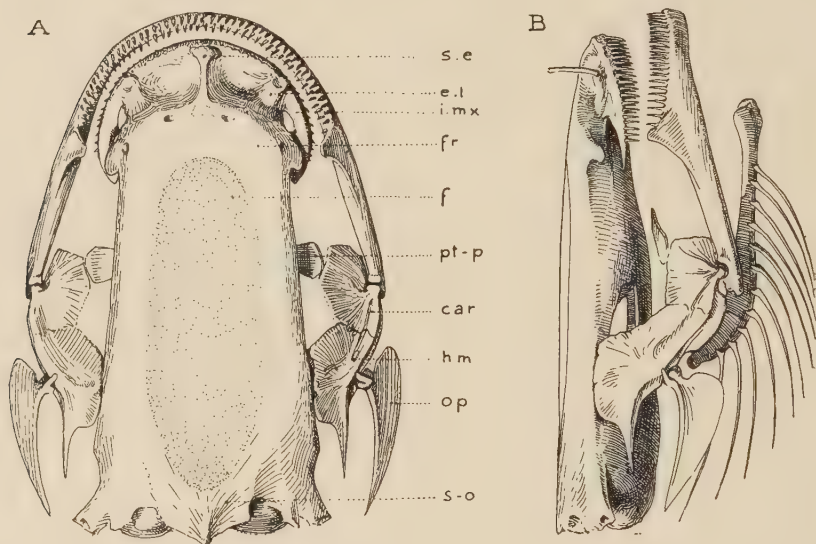


FIG. 15.

Crâne du *Phreatobius* reconstruit d'après les coupes et l'immersion de l'exemplaire III dans la tétraline. *car* = carré; *c-hy* = cérato-hyal; *e.l* = ethmoïde latéral; *f* = fontanelle; *fr* = frontal; *hm* = hyomandibulaire; *i.mx* = inter-maxillaire; *op* = operculaire; *pr* = préoperculaire; *pt-p* = ptérygopalatin; *s.e* = supra-ethmoïde.

L'*hyomandibulaire* présente à son bord postérieur une longue épine qui ne se retrouve pas chez *Heptapterus* (ni chez *Ameiurus* et *Silurus*). L'*operculaire* a l'aspect d'une faux.

La crête du dentaire s'abaisse brusquement en arrière de la dernière dent.

L'*ethmoïde supérieur* ne présente pas de cornes à son extrémité distale.

L'*ethmoïde latéral* s'étend jusqu'à l'inter-maxillaire et porte, comme chez le glanis, l'insertion du barbillon supérieur.

La région voisine de l'œil est difficile à analyser. Nous n'apercevons aucune trace de cavité orbitaire proprement dite. L'œil est un peu au-dessus d'une arête du frontal, arête aboutissant vers l'arrière à une apophyse recourbée. Cette région présente, chez l'*Heptapterus*, un aspect tout à fait différent: l'œil emprunte la cavité située entre l'apophyse externe du frontal et l'hyomandibulaire. Cette différence dans la position de l'œil est certainement importante. Elle peut être ajoutée à celles qui ont été indiquées plus haut (voir tableau comparatif).

Par la forme de son crâne, le *Phreatobius* diffère notablement de l'*Heptapterus* (et des Pimélodes en général). Nous avons vu que ses proportions, le nombre de ses vertèbres, ses muscles et nageoires l'en distinguent aussi à des degrés divers. C'est pourquoi nous estimons que sa place n'est pas parmi les Pimelodinae. Nous serions assez tentés de le faire appartenir à une famille à part. Mais nous avons vu qu'il possède tout de même des affinités certaines avec les Silures types. Aussi proposons nous de le ranger dans une sous-famille des *Siluridae* qui se nommera tout naturellement les *Phreatobinae*. Cette classification nous paraît la plus rationnelle. En adoptant le système de REGAN, il faudrait élever cette sous-famille au rang de famille, mais comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, ce système trop divisé ne semble pas rendre les parentés d'une manière entièrement satisfaisante. Nous avons donc :

Famille:	Siluridae.
Sous-famille:	<i>Phreatobinae</i> .
Genre:	<i>Phreatobius</i> .
Espèce:	<i>cisternarum</i> .

CHAPITRE VII

Remarques générales.

En parlant de la position systématique du *Phreatobius*, nous avons passé en revue ses caractères externes les plus marquants et les particularités essentielles de son squelette, il nous suffira donc

ici de résumer les observations faites sur ses téguments et ses organes de sens (chapitres II à V).

L'épiderme, épais de 30 à 60 μ , n'est pas pigmenté, il renferme un nombre considérable de cellules en massues qui y forment une assise atteignant en moyenne les trois quarts de son épaisseur et des cellules muqueuses dont la densité s'élève, dans la région dorsale, à 1250 par mm^2 .

Le derme a 10 μ d'épaisseur moyenne; il repose sur une assise conjonctive renfermant des *mélanophores* uninucléés assez uniformément disséminés sur les faces supérieures, mais dont la densité décroît sur les flancs et qui manquent à la face inférieure.

Les bourgeons terminaux (organes gustatifs) ont leur siège principal sur les barbillons, ils abondent encore sur les lèvres et dans la muqueuse buccale, le reste du corps en est moins densément pourvu, mais ils existent jusque sur la nageoire caudale.

L'appareil rhéotactique (système latéral) comprend :

1° les papilles épidermiques qui présentent deux formes distinctes : A. *les mamelons* sensoriels, organes pyriformes occupant toute l'épaisseur de l'épiderme et munis à leur sommet d'un petit cratère où baignent les cils de ses cellules sensibles ; B. *les fossettes* sensorielles organes de forme plus ramassée, toujours situés à la base de l'épiderme et déterminant le plus souvent un enfoncement de celui-ci dans le derme, le cratère communique avec l'extérieur par une cheminée de longueur variable, les cellules sensibles ont un noyau sphérique. La fossette sensorielle (small pit organ, de HERRICK), n'a été constatée jusqu'à présent que chez des Silurides tandis que le mamelon se retrouve chez tous les Téléostéens ainsi que chez les larves d'Amphibiens.

Les papilles épidermiques sont plus densément réparties sur la tête que sur le corps, elles ne sont pas disposées en chainettes comme chez *Ameiurus*, *Silurus*, etc., mais prédominent dans certaines zones : arc mentonniers, joues, ligne de faite des masséters. Les fossettes sont plus nombreuses que les mamelons. Un dénombrement effectué sur les coupes transversales a donné le résultat suivant : tête, 40 mamelons et 104 fossettes ; corps, 40 mamelons et 46 fossettes ; total, 230 organes.

2° *la ligne latérale* qui ne dépasse pas la région scapulaire ; sa portion mandibulaire n'est pas reliée au canal principal. Il existe

de chaque côté, en tout, 10 pores dont 4 appartiennent au canal operculomandibulaire. A chaque pore correspond une papille ou tache sensorielle.

L'œil des 5 individus adultes que nous avons étudiés se trouve réduit à une petite vésicule de 0^{mm},13 de diamètre focal moyen, entourée de toutes parts par le tissu conjonctif sous-cutané. Ses muscles n'ont laissé aucune trace, ses membranes sont restées à l'état de sclérochoroïde, très mince, sans pigment ni cartilage. Au point de vue morphologique, son développement paraît arrêté au stade où le feuillet rétinien nouvellement formé, remplit presque entièrement la cavité du bulbe primitif; la fissure choroidienne n'est encore qu'à l'état d'ébauche. Histologiquement, ses assises ont subi une différenciation répondant à un stade plus avancé, suivie, pour quelques-unes d'entr'elles, d'une dédifférenciation ou atrophie; le cristallin n'a laissé que des traces problématiques.

Le *nerf optique* est presque entièrement résorbé, il n'en reste que quelques vestiges au voisinage immédiat de l'œil. Le chiasma n'existe plus, mais quelques fibres optiques se voient encore dans la région périphérique externe du thalamencéphale. *Les lobes optiques*, fortement réduits, n'occupent que le 1/12 de la longueur totale de l'encéphale; l'atrophie a atteint avant tout leur zone périphérique qui ne porte plus de fibres nerveuses tandis que les fibres optiques cérébrales offrent encore quelques faisceaux dans la zone interne.

Les *nerfs moteurs* de l'œil semblent avoir entièrement disparu.

L'*encéphale*, très volumineux, remplit à peu près la cavité crânienne; les corps striés occupent le 35 % de sa longueur. L'épiphyse est réduite à une petite vésicule arrondie; l'hyophyse est normale; la paraphyse et le sac vasculaire font défaut.

L'*appareil de Weber* offre un sinus impair atteignant l'extrémité du cavum et des atria nettement séparés communiquant chacun avec un sac paradural s'étendant jusqu'à l'insertion du nerf vague. La disposition des vésicules permet de considérer la macula du saccule comme l'organe récepteur principal des fluctuations de volume que subit la vessie. Un dispositif valvulaire grossièrement ébauché empêche l'endolymph chassée du sinus impair de remonter dans l'utricule. Lors d'une forte dilatation du sinus, l'endolymph utriculaire peut être attirée dans le saccule et dans ce cas la macula neglecta concourt à l'enregistrement de ce déplacement.

L'appareil statique occupe une très grande place dans l'arrière-crâne. Les canaux sont très larges et d'aspect encore embryonnaire. Le saccule renferme un gros otolithe discoïde.

Les capsules olfactives n'ont pas été étudiées histologiquement. Pour compléter ces données, disons simplement qu'elles présentent une muqueuse épaisse dont la surface se trouve notablement augmentée par des replis longitudinaux très accusés.

L'étude détaillée des organes gustatifs et rhéotactiques nous a amené à rechercher dans quelle mesure la cécité est compensée. On sait que les animaux aveugles présentent presque toujours un développement remarquable de quelqu'autre organe des sens: ouïe, toucher, goût, olfaction. Ce phénomène nécessaire au maintien de la vie est tout à fait général. Les Invertébrés comme les Vertébrés en fournissent de nombreux exemples. Toutefois, dès que l'on cherche à en établir l'origine, on rencontre de sérieuses difficultés. En effet, les cas particuliers démontrent que cette compensation n'est pas rigoureuse. On ne peut pas établir une relation définie entre l'hypertrophie et l'atrophie. Si l'on compare deux espèces du même genre: l'une aveugle, l'autre oculée, on ne trouvera pas toujours chez la première un plus grand développement des autres organes sensoriels. Il semble plutôt que dans bien des cas, la cécité a frappé une espèce déjà suffisamment douée au point de vue gustatif, tactile ou auditif, tout à fait capable, par conséquent, de se passer du sens visuel. Il existe cependant des exemples en faveur d'une exacte corrélation: PACKARD (1889) remarque que les Coléoptères aveugles des cavernes ont de plus longues antennes que leurs plus proches voisins pourvus d'yeux et vivant au jour. NORMAN (1926) constate que le *Caecorhamdia urichi*, Siluride aveugle récemment découvert dans une grotte de l'île de la Trinité, possède des barbillons un peu plus longs que *Rhamdia queleni* dont il dérive — et n'est peut-être qu'une simple variété caractérisée par l'atrophie oculaire —. D'autres exemples, bien que souvent cités à l'appui de cette thèse, sont moins probants. Ainsi, chez les Amblyopsidés aveugles (*Amblyopsis*, *Typhlichthys*, *Troglichthys*) des crêtes rhéotactiques (tactile ridges) sont généralement plus développées que chez ceux dont les yeux possèdent encore les éléments nécessaires à la vision (*Chologaster*). Mais il n'y a pas exact balancement entre la réduction de l'œil et le développement des crêtes. Le *Chologaster*

papilliferus, bien qu'ayant des yeux encore tout aussi grands que ceux du *Ch. cornutus*, est muni de crêtes presque aussi saillantes que celles de l'*Amblyopsis*. En revanche, chez le *Chologaster agassizii*, dont l'œil est très réduit, les crêtes ne sont qu'à peine indiquées. Il y a, en outre, des variations individuelles. Entre le nombre total des papilles supportées par ces crêtes et la rudimentation de l'œil, on ne peut pas établir de rapport défini. Les deux caractères particuliers à ce groupe de Poissons : développement de crêtes rhéotactiques et atrophie oculaire ne se compensent pas rigoureusement. Tout ce que l'on peut dire, puisqu'ils coexistent dans une même famille, c'est qu'il y a tendance à la compensation organique de la cécité par l'hypertrophie du sens latéral. Mais cela nous ramène au cas général et ne nous donne aucune indication sur la genèse du phénomène.

Enfin, la compensation, même grossière, ne semble pas toujours réalisée. RITTER (1893) a examiné à ce point de vue le *Typhlogobius californiensis*. Chabot aveugle, vivant sous les pierres du littoral californien ; contre toute attente, il a trouvé chez lui des papilles sensorielles moins nombreuses que chez son plus proche voisin (*Lepidogobius*) dont les yeux sont normaux. Il y aurait eu, selon lui, dégénérescence *pari passu* des organes visuels et des organes tactiles (rhéotactiques). Le sens gustatif, toutefois, n'a pas été étudié. Vu sa grande importance, nous estimons cette recherche encore incomplète. Il se pourrait fort bien que ce Poisson anormal n'ait pas même des bourgeons gustatifs plus nombreux que ses congénères bien doués au point de vue visuel ; il subsiste, grâce au fait que ses retraits lui offrent une très abondante nourriture (Crevettes).

Le *Phreatobius*, nous l'avons vu, possède un développement remarquable du sens gustatif et du sens rhéotactique et son appareil manométrique ne laisse rien à désirer. Si sa ligne latérale s'arrête au niveau des pectorales, des papilles dispersées la remplacent jusqu'à l'extrémité du corps. Mais ce développement n'a rien d'hypertrophié : l'Amiure est aussi richement pourvu en organes de ce genre et nous avons tout lieu de croire qu'il en est de même chez l'*Heptapterus*. Les Pimélodes et les Bagres sont munis de barbillons souvent très longs, si cette longueur nous renseigne en quelque mesure sur le développement du sens gustatif, nous n'avons aucune raison de considérer le *Phreatobius* comme mieux doué que ses congénères oculés. Mais, pour bien mener la comparaison,

il faudrait lui trouver un parent plus proche que ne l'est l'*Haptapterus*.

Les exemples qui viennent d'être cités ne paraissent pas confirmer l'hypothèse émise par CUÉNOT dans son remarquable ouvrage sur la genèse des espèces animales¹. En effet, si, comme cet auteur le suggère, la compensation résulte simplement d'un déplacement de cellules appartenant au même système organique, elle doit être rigoureuse, les variations qu'offre la réduction oculaire chez les différents individus ou d'une espèce à l'autre devraient se traduire dans leurs organes tactiles par des variations de sens exactement opposé. Or ce n'est pas le cas; la compensation s'observe à l'échelle de la famille et du genre mais pas toujours à l'échelle spécifique ou individuelle. Il est vrai que le contrôle d'une semblable hypothèse présente de sérieuses difficultés surtout s'il s'agit de Vertébrés. L'étude du Poisson aveugle au stade où son œil offre son développement maximum aurait plus de valeur dans cette discussion. Pourtant, un fait est certain, c'est que chez les Silures l'atrophie oculaire est en retard par rapport à la progression des organes gustatifs. L'œil, dans bien des cas, conserve une structure qui le maintient fonctionnel alors que les organes du goût, de l'odorat et du sens latéral ont déjà acquis un développement qui devrait correspondre à sa complète disparition. C'est ici qu'entre en ligne de compte le côté physiologique de la question. Comme il nous semble avoir été trop souvent négligé, nous lui consacrerons quelques lignes.

L'étude histologique d'un organe nous renseigne sur ces possibilités de fonctionnement, mais ne nous permet pas toujours de dire dans quelle mesure il est utilisé. L'organe apte à la fonction n'est pas nécessairement employé ou l'est si peu qu'il peut fort bien se comparer à un organe atrophié. Tel est le cas de l'œil chez

¹ CUÉNOT, L., *La genèse des espèces animales*, 1921, p. 487 et 488, s'exprime comme suit: «... il est bien possible que l'atrophie d'une région soit la suite nécessaire de l'hypertrophie d'une autre région du même système organique. On sait, par exemple, pour certaines espèces (et il est probable que c'est un fait général) que chaque organe comprend un nombre déterminé de cellules, rigoureusement fixe pour l'immense majorité des individus.... Supposons que les régions tactiles et olfactive présentent une orthogenèse progressive..., le nombre des cellules en rapport avec le tact et l'olfaction augmentera probablement et si le total reste constant il restera moins de cellules pour les autres organes des sens.... Je dirai volontiers que toute rudimentation d'organe et de fonction qui paraît déterminée par le non usage est en réalité corrélatrice de l'orthogenèse progressive d'une autre partie du même système organique. »

l'Amiure. Ce Poisson facile à élever en aquarium ne recherche sa nourriture qu'au moyen de son sens gustatif¹. Des essais répétés nous ont prouvé que l'œil n'entre pas en fonction. L'animal, bien que très vorace, ne réagit vis-à-vis de l'appât qu'au moment où il a été atteint par les effluves qui s'en dégagent. C'est particulièrement frappant lorsque par hasard il passe dans le sillage de la proie qu'on lui a jetée. Il est pris d'une subite agitation et se met à parcourir l'aquarium en tous sens; peu à peu ses déplacements se restreignent à la région où se trouve l'appât et ce n'est que lorsqu'il est parvenu dans son voisinage immédiat qu'il le localise et s'en empare. La recherche dure en général 30 à 40 secondes. La sensibilité du Poisson est très fine. Il découvre facilement une boulette de viande d'un cinquième de millimètre de diamètre. Après avoir avalé l'appât, il revient à plusieurs reprises à l'endroit où celui-ci reposait et fouille activement le sable qui en a gardé le goût. Lorsque la boulette de viande tombe devant sa bouche, il la trouve parfois immédiatement, mais ce n'est pas par la vue, une boulette de papier ne suscite aucune réaction. Enfin la concurrence ne l'incite pas davantage à se servir de ses yeux; si on le place en compagnie de Vérons par exemple, il se laissera prendre toutes les proies. Ainsi donc, dans les fonctions essentielles de son existence, l'Amiure se comporte comme un Poisson aveugle. Peut-être utilise-t-il encore son œil dans le choix de ses retraites, mais ce n'est pas prouvé. Cette attitude est certainement frappante chez un animal dont l'œil possède tous les éléments nécessaires à la vision. La densité des cônes et des bâtonnets est moindre que dans l'œil de même taille d'une truitelle et les assises rétiniennees moins riches en noyaux mais le cristallin et le nerf optique sont normaux.

Comme on voit, le critère anatomique ne suffit pas. Cet exemple donne à penser que l'orthogénèse progressive des organes gustatifs (olfactifs et rhéotactiques) détermine chez le Silure des habitudes qui tendent à supprimer l'utilisation de l'œil. Cet organe persiste cependant. Il semble donc que la régression fonctionnelle précède la régression organique. Si la loi de compensation paraît démentie par l'anatomie, pratiquement elle est tout de même réalisée. Le nombre des Silures qui peuvent être regardés comme aveugles est certainement plus grand qu'il ne semble. Beaucoup sont nettement

¹ Et de son sens olfactif, également très développé.

préadaptés à la vie endogée. Il reste à démontrer la part qui revient à l'action du milieu car la rudimentation de l'organe ne paraît atteindre son maximum que chez les espèces cavernicoles. Est-ce une pure somation ? Nous ne le croyons pas. Il serait trop long de citer ici les genres offrant des cas semblables à celui de l'Amiure. Nous nous bornerons à indiquer ceux qui présentent des espèces dont l'œil est fortement réduit, disparu sous un épiderme normal et dans bien des cas totalement insensible à la lumière; ce sont les genres: *Brontes*, *Stygogenes*, *Amblyceps*, *Pimelodella*-(*Typhlobagrus*), *Rhamdia*-(*Caecorhamdia*), *Heptapterus*, *Bagroides*, *Gronias*, *Trogloglanis*, *Ageniosus*, *Tetramenichthys*, *Eutropius*, *Ailia*, *Chilbichthys*, *Uegitglanis*, *Cetopsis*, *Pareiodon*, *Pygidium*, etc. L'œil de ces formes n'a pas encore été étudié au point de vue histologique. Les auteurs qui en ont parlé se sont bornés à quelques indications relatives à la taille et à la situation. Un grand travail reste à faire; il permettrait d'obtenir un tableau très suggestif des étapes de cette orthogénèse régressive si fréquente chez les Silures. Le *Phreatobius* n'y figurerait pas au dernier rang. En effet, trois espèces sont citées comme n'ayant plus trace d'organe visuel. Ce sont *Trogloglanis pattersoni* Eig., *Typhlobagrus kronei* Ribeiro, *Caecorhamdia urichi* Norman. Or, chose curieuse, deux d'entre elles ne sont que de simples variétés aveugles d'espèces vivant au jour. Ainsi *Typhlobagrus* a été reconnu identique à *Pimelodella lateristriga* et *Caecorhamdia*, nous l'avons vu, ne diffère de *Rhamdia queleni* que par son atrophie oculaire et ses barbillons légèrement plus longs. NORMAN (1925) estima ces caractères suffisants pour justifier la création d'un genre nouveau, mais il reconnut que c'était faire une légère entorse à la systématique. RIBEIRO ¹ ayant trouvé sur 35 exemplaires de *Typhlobagrus* recueillis dans les « Cavernas das Areiras » près São Paulo, 1 individu normalement oculé, interpréta ce phénomène comme un retour au type ancestral. Mais c'était admettre la réversibilité de l'évolution. Depuis que l'on sait que la forme aveugle appartient à une espèce oculée connue, vivant au jour, la découverte de RIBEIRO n'a plus de quoi surprendre. Il serait fort intéressant de trouver des exemplaires aveugles ailleurs que dans les cavernes. L'absence de formes intermédiaires montre que la cécité résulte d'une brusque mutation, que, jusqu'à plus

¹ Cité par EIGENMANN (1917)

informé, l'on pourrait appeler adaptative puisqu'elle semble conditionnée par l'obscurité. Nous sommes encore beaucoup trop mal renseignés sur ces espèces pour oser insister davantage. Il serait indispensable de connaître leur genre de vie, leur reproduction, le stade embryonnaire auquel s'arrête le développement de leur œil enfin, avant tout, de voir si, réellement, les aveugles n'existent que dans les grottes.

D'une façon générale, nos connaissances sur la cécité des Silurides sont encore tout à fait insuffisantes. Nous manquons des données anatomiques, embryologiques et biologiques qui seules peuvent fournir une base sérieuse de discussion.

L'étude du *Phreatobius* est encore bien incomplète: 5 adultes seulement ont pu être examinés, nous ne savons rien du développement de ce Poisson, ses conditions d'existence nous sont à peu près inconnues. Etant donnée l'importance que l'on attache à ce dernier point, il nous paraît indispensable, en terminant, de consacrer quelques lignes au peu que l'on en sait.

GOELDI, dans ses notices, n'a pas décrit la citerne où il fit sa découverte et il ne nous a donné aucune indication sur la nature des terrains qui l'entourent. Les seuls renseignements que nous ayons sur le lieu d'origine du *Phreatobius* nous ont été obligeamment fournis par M. Th. DELACHAUX qui, il y a une dizaine d'années, eut un entretien avec ce savant. M. DELACHAUX nous a rapporté qu'il s'agissait d'un vaste bassin carré, entièrement couvert, sorte de chambre souterraine où l'obscurité devait être complète. Un peu de lumière y pénétrait chaque fois qu'elle entrait en emploi (et peut-être cet éclaircissement suffisait-il à maintenir chez le Poisson la légère pigmentation dorsale que nous avons décrite). Cette citerne était en mauvaise état; nous avons vu qu'on dut la vider complètement pour la restaurer. On peut s'imaginer que le *Phreatobius*, grâce à sa petite taille, a pu facilement s'y introduire en utilisant les fissures qu'elle devait présenter. Mais d'où venait-il? Question embarrassante à laquelle, faute de données, nous ne pourrions répondre d'une manière satisfaisante. Nous croyons utile cependant de signaler les hypothèses qu'elle suggère.

L'île de Marajô, d'après les géologues, est entièrement constituée par des alluvions quaternaires représentés par des sables et des argiles imprégnés d'eau de fond jusqu'à un niveau qui peut être facilement atteint par les sondages. Ces terrains ne se fissurent pas.

Il semble donc qu'aucun Poisson n'y puisse trouver accès. On ne se figure pas le *Phreatobius* se frayant un passage dans le sable compact à la manière d'un ver. Une canalisation souterraine se conçoit dans les graviers plus facilement que dans les sables. MARTEL (1919), il est vrai, signale le fait que de réels courants peuvent s'établir dans ces derniers et y ménager des canaux hébergeant une faune: « même dans les sables aquifères, il existe des vides, mobiles sans doute à cause du mouvement de l'eau, où des organismes, petits en somme (rarement supérieurs à 2 cm. de longueur) de la faune obscuricole peuvent sans périr être transportés d'un point à un autre ». Mais un pareil milieu ne saurait convenir au Poisson qui nous occupe; s'il l'utilise accidentellement, il ne pourrait y séjourner longtemps. Nous sommes obligés de supposer quelque part l'existence de cavernes constituant son habitat naturel. Les alluvions ont partout une forte épaisseur, mais il se peut qu'à certains endroits, non encore explorés par les géologues, cette épaisseur soit moins considérable et permette aux citernes d'atteindre le Tertiaire qui présente des fissures et des grottes comme on le trouve un peu plus en amont, dans la Serra do Errere. Cette hypothèse n'est cependant pas très vraisemblable. Nous devons supposer plutôt que le *Phreatobius* a trouvé un domaine souterrain dans les bancs de grès ferrugineux se présentant sous forme de blocs et de cailloux emprisonnés dans le sable et reposant toujours sur un banc d'argile. Ces blocs sont souvent disloqués, mais les fissures qu'ils offrent sont toujours remplies de sable vivement coloré par les oxydes de fer (KATZER); peut-être existe-t-il cependant, aux endroits où ils forment des assises régulières, des fissures où le sable ne s'est pas introduit, suffisamment spacieuses pour héberger une faune de Crustacés et de Poissons souterrains. Voilà tout ce que l'on peut dire pour l'instant au sujet des possibilités de vie souterraine en dehors des citernes.

Reste l'introduction par le haut. On sait qu'à la saison des pluies, la plus grande partie de l'île est sous l'eau. Les marais ou « mondo-gonos » qui s'étendent le long de la grande dépression qui traverse l'île de l'ouest à l'est se transforment chaque année en vastes lacs. La citerne où le Poisson fut découvert se trouve dans un pays de savannes qui échappe habituellement à l'inondation, cependant il est possible que l'eau ait pu se répandre jusqu'à elle lors des fortes crues. Dans ces circonstances, une faune de surface à pu

s'y introduire. Ainsi elle aurait servi d'asile à des espèces lucifuges fréquentant habituellement les fondrières et les excavations des berges. Le *Phreatobius*, dans ce cas, ne serait qu'un Poisson de marais qui a trouvé par hasard dans les citernes un lieu favorable à son existence.

Nous avons quelque peine à accepter cette dernière hypothèse. Certes, notre Poisson a des ancêtres épigés, mais son introduction dans le domaine souterrain ne paraît pas dater d'hier. Par son habitus général, il se rapproche beaucoup du Protée et des autres cavernicoles typiques. SPANDL (1925) l'a placé d'emblée dans la catégorie des « typisch unterirdische Formen » qui répond à celle des troglobies de CUÉNOT. Il était totalement inconnu des indigènes et il avait échappé aux recherches des ichthyologues. Tout porte à croire qu'il trouve dans les anciennes alluvions de l'Amazonie — malgré les difficultés que nous avons signalées — des espaces suffisants pour y vivre. Ajoutons que ses caractères sont non seulement embryonnaires mais encore archaïques, ce qui corrobore l'hypothèse d'un isolement très ancien en milieu pauvre. Voilà tout ce que l'on peut dire, en attendant qu'une recherche puisse être entreprise sur les lieux.

BIBLIOGRAPHIE

1869. AGASSIZ, M^{me} et M. Louis. *Voyage au Brésil*. Traduit de l'anglais par Félix Vogeli, Paris.
1883. ALLIS, E. Ph. *The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva*. Journ. Morph., Vol. 2, No. 3.
1904. — *The latero-sensory canal and related bones in fishes*. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 21, p. 401-502.
1903. — *On certain features of the lateral canals and cranial bones of Polyodon folium*. Zool. Jahrb., Vol. 17, p. 659.
1921. ARANDA, F. *Anatomia comparada de los Siluridos*. Zaragoza.
1884. BEARD, John. *On the segmental sense organs of the lateral line, etc.* Zool. Anz., Vol. 7, No. 161, p. 123; Vol. 8, No. 192, p. 220.
1926. BERTIN, M. L. *La ligne latérale des Poissons*. La Pêche illustrée, N. S., N° 61.
1900. BLOCH, L. *Schwimmlase, Knochenkapsel und Weber'scher Apparat von Nemachilus barbatulus Günther*. Zeitschr. Naturw., Jena, Bd. 34 (n. s. 27), p. 1-64.
1893. BRIDGE, T. W. and HADDON, A. C. *Contribution of the anatomy of fishes. II. The air bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 184 B., p. 65-333.
1900. BRIDGE, T. W. *The air bladder audits connection with the auditory organ in Notopterus bornensis*. Journal of the Linnean Soc.
1908. BROHMER, P. *Die Sinneskanäle und die Lorenzinischen Ampullen bei Spinax-Embryonen*. Anat. Anz., Bd. 32, Heft 1/2, p. 25.
1873. BUGNION, Ed. *Recherches sur les organes sensitifs, etc. du Protée et de l'Axolotl*. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., N° 7.
1891. BUJOR, P. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri*. Thèse, Genève. Revue Biologique du Nord de la France, T. 3, p. 301-315; 325-339; 365-390; 417-426; 474-486; T. 4, p. 41-64.
1897. BUNKER, F. S. *On the structure of the sensory organs of the lateral line of Ameiurus nebulosus*. Anat. Anz., Bd. 13, p. 25.
1893. BURCKHARDT, Rud. *Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten*. Anat. Anz., Bd. 9, Nr. 5-6.
1894. — *Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns bei Fischen*. Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 12.
1901. BURNE, R. H. *Note on the innervation of the supraorbital-canal of the catfish (Chimaera monstrosa)*. Proc. zool. Soc., Vol. I, p. 184.
1887. CHARBONNEL-SALLE, L. *Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire*. Ann. Sc. Nat., Zool. 7, sér. 2, p. 305-331.

1895. COLLINGE, W. E. *The sensory canal system of fishes. II. Teleostei suborder Physostomi*. Proc. zool. Soc., p. 275-299.
1905. COX, U. O. *A revision of the caves fishes of North America*. Bur. Fisheries, p. 377-393.
1921. CUÉNOT, E. *La genèse des espèces animales*. Bibliothèque scientifique internationale (Paris, Alcan).
1926. CUNNINGHAM, J. F. *Blindness of cave animals*. Nature, p. 50.
1892. DAVID, J. J. *Die Lobi inferiores des Teleostier- und Ganoidengehirns*. Inaug. Diss. Basel, 48 p.
1895. DEYL, J. *Ueber den Seenerven bei Siluriden und Acanthopsiden*. Anat. Anz., Bd. 11, Nr. 1, p. 6-16.
1886. DOGIEL, A. S. *Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien*. Biol. Centralblatt, Bd. 6, p. 428-431.
1897. — *Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacksendknospen der Ganoiden*. Archiv f. Micr. Anat., Bd. 29, p. 769-789.
1890. EIGENMANN, Carl H. and EIGENMANN, Rosa. *A revision of the South American Nematognathi or Cat-fishes*. Occasional Papers of the California Academy of Science I.
1899. EIGENMANN, C. H. *The eyes of the Amblyopsidae*. Archiv f. Entwicklungs-Mechanik, Bd. 8, p. 545-617.
- 1900a. — *The structure of blind fishes*. Pop. Sci. Monthly, Vol. 57, p. 49-58. Ibid. *Causes of degeneration*.
- 1900b. — *Causes of degeneration in blind fishes*. Pop. Sci. Monthly, Vol. 57, p. 399-405.
1901. — *The history of the eye of Amblyopsis*. Proc. Indiana Acad. Sci., p. 101-105. — Science, n. s. No. 14, p. 631; No. 15, p. 523-524.
- 1907a. — *The origin of the fish-fauna of the fresh waters of South America*. Proc. 7. Internat. zool. Congress, Boston, p. 958-959.
- 1907b. — *The Cuban blind fishes*. Proc. 7. Intern. Congr., Boston, p. 697-698.
1909. — *Cave Vertebrates of America. A study of degenerative evolution*. Washington D. C. Publication of the Carnegie Institution of Washington No. 104, 241 p., 29 pls.
1917. — *Pimelodella and Typhlobagrus*. Mem. Carnegie Mus., Pittsburgh, Vol. 7, p. 229-258.
1918. — *The Pygidiidae, a family of South American Catfishes*. Reprinted from the Memoirs of the Carnegie Museum, Vol. 7.
1919. — *Trogloglanis Pattersoni, a new blind fish from San Antonio, Texas*. Proc. Amer. Philosophical Soc., Vol. 58, No. 6.
- 1921a. — *The origin and distribution of the genera of the fishes of South America, west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon and Titicaca basins*. Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 60, No. 1.
- 1921b. — *The nature and origin of the fishes of the Pacific slope of Ecuador, Peru and Chile*. Ibid., No. 4.

1925. ESCHER, K. *Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihre Nerven beim Uebergang zum Landleben*. Stockholm. (Thèse, Zurich.)
1908. ETERNOD et ROBERT. *Les chromatocytes. Note provisoire*. Anat. Anz. p. 121 (Ergänzungsheft).
1921. FEJERVARY, G. J. (von). *Quelques observations sur la loi de Dollo et l'épistréphogénèse en considération spéciale de la loi biogénétique de Haeckel*. Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., Tome 53, p. 343-372.
1913. FRANZ, V. *Seeorgan*. Dans « Lehrbuch der vergleichenden microscopischen Anatomie der Wirbeltiere ». Publié par A. OPPEL, Jena.
1886. FRITSCH, G. Th. *Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses*. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin, p. 415-436.
1879. FRIES, S. *Mitteilungen aus dem Gebiete der Dunkelfauna*. Zool. Anz., p. 33.
1905. FUHRMANN, O. *Scleropages formosum und über Phreatobius cisternarum*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Aarau, Vol. 88, p. 50-51.
— Archives des Sc. Phys. Nat., Genève, (4), sér. 20, p. 578-579.
1900. GOELDI, E. A. *Naturwunder der Insel Marajo im Amazonenstrom*. Die Schweiz, Bd. 4, p. 546-551.
1904. — *Nova zoologica aus der Amazonas-Region. Neue Wirbeltiere*. Comptes-Rendus 6^{me} Congrès internat. Zoologie, Berne.
1891. GUITEL, F. *Recherches sur la ligne latérale de la Baudroie*. Arch. Zool. expér. et génér., série 2, vol. 9.
1909. GUYÉNOT, E. *Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons téléostéens*. Bull. Scientifique de la France et de la Belgique, 7^{me} série, T. 43, fasc. 2, p. 203-296, 1 pl., 4 figs.
1912. HEILIG, K. *Zur Kenntnis der Seitenorgane von Fischen und Amphibien*. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt., p. 117-150, 2 pls.
1891. HERRICK, C. J. *Contribution to the morphology of the brain of bony fishes*. Journ. comp. Neurol., No. 4, p. 211-245.
1901. — *The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American Siluroid fishes*. Journal comp. Neurol, No. 11, p. 177-249, 4 pls.
- 1903a. — *Cutaneous sense organs of fishes*. American Naturalist, Vol. 37.
- 1903b. — *On the morphological and physiological classification of the cutaneous sense organs of the fishes*. Amer. Naturalist, Vol. 37, p. 313-318.
1894. HILL, Ch. *The epiphysis of Teleosts and Amia*. Journ. of Morphology, Vol. 9, N^o 2, p. 237-266.
1907. HOFER, Bruno. *Studien über die Hautsinnesorgane der Fische*. I. Teil: *Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen*. Berichte d. K. Bayer. Biolog. Versuchsstation, Bd. 1, p. 115-164.
1920. HOLMGREN, Nils. *Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische, hauptsächlich nach Untersuchungen an Osmerus eperlanus*. Acta zoologica, p. 137-315.

1919. HÜSEMANN, Otto. *Ueber den Verlauf und die Verteilung der Cranialnerven bei den Cyprinoiden*. Inaug. Dissert. Berlin, 36 p., 4 Tfn.
1894. JAQUET, M. *Recherches sur la vessie natatoire des Loches d'Europe*. Rev. suisse Zool., T. 2, fascic. 4.
1898. — *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis*. Archives des Sciences médicales, Bucarest, No. 3-4, 5-6.
1899. — (Suite.) *ibid.*, No 3-4.
1901. — (Fin.) *ibid.*, No 5.
1899. JUGE, Marc. *Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique du Silurus glanis*. (Thèse.) Rev. suisse Zool., T. 6, fasc. 1, Genève.
1912. KAMMERER, P. *Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen, usw., bei Proteus anguineus*. Arch. mikr. Anat., Bd. 33, p. 349.
1903. KATZER, Fr. *Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes*. Leipzig.
1893. KOHL, C. *Rudimentäre Wirbelthieraugen*. Bibliotheca zoologica, Original-Abhandlungen aus dem Gebiete der Zoologie, Heft 13 u. 14.
1906. KORNER, O. *Können die Fische hören?* Arch. f. Hydrobiologie, Vol. 2.
1873. LEYDIG, Franz. *Anatomische Untersuchungen über Fische und Reptilien*. Berlin.
1879. — *Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische*. Festschrift der Naturforsch. Ges. Halle.
1922. LIENHARDT, R. *Expériences sur l'origine de la faune cavernicole*. C. R. Soc. Biol., tome 86, p. 402-404.
1915. LOEB, J. *The blindness of the cave fauna and artificial production of blind fishes embryos by heterogeneous hybridization and by low temperature*. Biol. Bull., Vol. 29, No 1, p. 50.
1894. LUNDBORG, H. *Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien*. Zool. Jahrb., Bd. 7, p. 667.
1925. MACBRIDE, E. W. *The blindness of cave animals*. Nature No 818.
1891. MALME, G. O. *Studien über das Gehirn der Knochenfische*. Bihang K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 17, Afd. 4, Nr. 3.
1879. MARANGONI, C. *Sulla vesica natatoria dei pesci*. Rivista Scientifica Industriale, No. 20.
1919. MARTEL, E. A. *L'évolution souterraine*. Paris.
1886. MATTHIASEN, H. F. L. *Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und der Fische*. IV. *Das Auge vom Wels (Silurus glanis)*. Arch. Gesam. Physiol., Bd. 39, p. 204-208.
1915. MÖLLER, Karl. *Zur vergleichenden Anatomie der Siluriden*. Thèse, Neuchâtel.

1876. MOREAU, A. *Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire*. Ann. Sc. Nat., Zool. 6, IV, 85 p., 2 pls.
1912. MURISIER, P. *Influence de la lumière et de la chaleur sur la pigmentation cutanée des poissons, particulièrement en ce qui concerne le pigment mélanique*. Bull. Soc. vaud. Sc. Nat., Tome 48, sér. 5.
1921. — *Le pigment mélanique de la Truite*. Rev. suisse Zool., Tome 28, p. 45, 149, 243.
- 1921a. NACHTSHEIM. *Die Rückbildung der Augen durch Mutation bei Drosophila*. Naturwiss. Wochenschr. N. F., Bd. 20, p. 648.
- 1921b. — *Bemerkungen über die Blindheit der Hölentiere und ihre lamarkistische Deutung*. Ibid., Bd. 22, p. 239-240.
1908. NAUMAYR. *Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns der Siluroiden*. Verh. Anat. Ges. Verein, Bd. 22.
1926. NORMAN, J. R. *A new blind catfish from Trinidad with a list of the blind cave fishes*. Amer. Mag. nat. Hist., Vol. 18, fasc. 9, No. 106, p. 324.
1881. NUSBAUM, Josef. *Ueber das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgane und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden*. Zool. Anz., No. 4, p. 552-556.
1899. NUSBAUM, J. und SIDORIAK, S. *Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgane und der Schwimmblase bei dem Schleimbeisser (Cobitis fossilis)*. Anat. Anz., Bd. 16, p. 209-223.
1905. OXNER, M. *Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung*. Inaug. Diss. Jena, 60 p., 4 pls.
1889. PACKARD, A. S. *Cave fauna of North America with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species*. Mem. national Acad. Sc., Vol. 4, p. 3-156, 27 pls.
1910. PANSCHIN, B. A. *Die peripheren Nerven des Hechtes*. Anat. Anz., Bd. 35, p. 443.
1914. PAPE, Carl. *Beiträge zur Anatomie von Saccobranchus fossilis (Günther)*. Jena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 52, p. 445-520.
1904. PARKER, G. H. *The function of the lateral line organs in fishes*. Bulletin of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 24, p. 183-207.
1912. PARKER, G. H. and SHELDON, R. E. *The sense of smell in fishes*. Bulletin of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 32.
1913. PARKER, G. H. *The directive influence of the sense of smell in the dogfish (Chimaera)*. Bull. of the U. S. Bureau of Fisheries, Vol. 33.
1914. PFULLER, A. *Beiträge zur Kenntnis der Seitenorgane und Kopf-anatomie der Macruriden*. Jena. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 52.
1892. POLLARD, H. B. *The lateral line system in Siluroids*. Zool. Jahrb., Bd. 5, p. 525-551, 2 pls.
1901. RAMSEY, E. E. *The optic lobes and optic tracts of Amblyopsis spelaeus*. Journ. comp. Neurol., No. 11, p. 40-74.

1907. RAUTHER, M. *Einige Beobachtungen über die Hautdrüsen von Siluriden*. Ber. Oberhess. Ges. Natk. u. Heilk. Giessen (Naturwiss. Abt.), n. s., Bd. 1, p. 88-98.
1925. RAY LANKESTER. *The blindness of cave animals*. Nature, No. 745.
1905. REIS, Caroline. *Contribution à la morphologie des ossicules de Weber et de la vessie natatoire chez les Siluroïdes*. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie, p. 220-229.
1909. REGAN, C. T. *The classification of Teleostean Fishes*. Annals and Magazine of Nat. Hist., sér. 3, p. 75-89.
1911. — *The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysii*. II. *Siluroidea*. Ann. Mag. nat. Hist., sér. 8, p. 553-557.
1893. RITTER, W. E. *On the eyes, the integumentary sense papillae and the integument of the San-Diego blind fish (Typhlogobius californiensis Steindachner)*. Bull. Museum comp. Zoology, Harvard College, Vol. 24, No. 3, p. 51-102.
1926. ROCHON-DUVIGNEAU, E. *La vision chez les Poissons*. La Pêche illustrée, avril.
1912. SACHS, Marie M. *Die Weberschen Knöchelchen bei den Cyprinoïden der schweizerischen Fauna*. Rev. suisse Zool., Vol. 20, No. 14.
1898. SIDORIAK, S. *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des endolymphatischen Apparates der Fische*. Anat. Anz., Bd. 15, No. 7, p. 93.
1890. SOERENSEN, W. *Om Forbeninger i Svømmehlaeren, Pleura og Sammensmeltning deraf med Hvirvelsoejlen saerlig hos Siluroiderne samt de saakaldte Waberske Knoglers Morfologi*. Mém. Acad. Roy. Copenhague, 6^{me} sér., Cl. d. Sc., Vol. 6, No. 2.
1925. SPANDL, H. *Die Tierwelt der Unterirdischen Gewässer*. (Späologische Monographien, Bd. 11.) Wien.
1897. STAHR, H. *Zur Funktion der Seitenorgane. Eine Beobachtung an chinesischen Zierfischen*. Biol. Centralblatt 17 p. 273-282.
1914. STEINMANN Paul. *Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische*. Verh. d. deutsch. zool. Ges. Freiburg i. B. p. 278-290.
1914. — *Ueber die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien*. Verh. naturforsch. Ges. Basel Bd. 25 p. 212-243.
1893. STUDNICKA F. C. *Sur les organes pariétaux de Pétromysson planeri*. Vestnik Kral. České Společnosti Nauk. Prague.
1895. — *Anatomie der sogenannten Paraphyse* Sitzber. Königl. Böhmischen Ges. Wiss.-Math.-Naturw. Kl., Nr. 5.
1897. — *Studien über den Bau der Sehnerven der Wirbelthiere* Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. 37, 1897, p. 1-28, 2 pls.
1901. — *Ueber eine eigentümliche Form des Sehnerven bei Syngnathus acus*. Sitzber. K. Böhmisch. Ges. Wiss. Prag, Nr. 11, p. 1-9, 4 figs.
1912. — *Ueber die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von Ammocoetes*. Anat. Anz., Bd. 41, Nr. 20-22.

1906. THILO, O. *Die Luftwege der Schwimmblase*. Zool. Anz., Bd. 30, p. 591-604.
- 1908a. — *Die Bedeutung der Weber'schen Knöchelchen*. Zool. Anz., Bd. 32, p. 777-789.
- 1908b. — *Die Entwicklung der Schwimmblase bei den Karpfen*. Zool. Anz., Bd. 32, p. 589-597.
1913. — *Verknöcherte Schwimmblasen*. Zool. Anz., Bd. 41, p. 289-298.
1909. TSCHERNOFF, N. D. *Ueber den Bau des Gehörorgans von Exocoetus*. Anat. Anz., Bd. 34, Nr. 3-4, p. 91.
1912. UHLENHUTH, Ed. *Transplantation des Amphibienauges*. Archiv f. mikr. Anat. d. Organismen, Bd. 33.
- 1905a. VOLZ, Walter. *Ueber das Auge von Periophthalmus und Boleophthalmus*. Mitt. d. naturforsch. Ges. Bern, p. 108-111.
- 1905b. — *Zur Kenntnis des Auges von Periophthalmus und Boleophthalmus*. Zool. Jahrb., Bd. 22, Heft 2.
- 1884a. WRIGHT, Ramsay. *The relationship between the air-bladder and auditory organ in Amiurus*. Zool. Anz., Bd. 7, p. 248-252.
- 1884b. — *On the skin and cutaneous sense organs of Amiurus*. Proc. Canad. Instit. Toronto, n. s. 2, p. 251-269.
- 1884c. — *On the nervous system and sense organs of Amiurus*. Proc. Canad. Institut, Toronto, n. s., vol. 2, p. 352-384.
1882. ZELINKA, C. *Ueber die Nerven der Cornea der Knochenfische und ihre Endigung im Epithel*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, p. 202-239, 2 Taf.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ac	=	nerf acoustique.	l. i	=	lobes inférieurs.
ap. vis	=	appendices visuels (cônes ou bâtonnets).	l. o	=	lobes optiques.
b	=	bourgeon sensoriel.	l. olf	=	lobes olfactifs.
b. m	=	barbillon maxillaire.	M	=	masséter.
bp	=	bipolaire.	m	=	musculature.
br	=	branchies.	mas	=	cellule en masse.
C	=	cervelet.	m. b	=	muscle du barbillon.
cap	=	capillaire.	me	=	méséthmoïde.
c. ép	=	cellules épidermiques.	mél	=	mélanophore.
ch	=	cheminée de la fossette rhéotactique.	mu	=	cellule muqueuse.
co. str	=	corps striés (hémisphères).	mu. olf	=	muqueuse olfactive.
cr	=	cristallin.	n	=	nerf.
crt	=	cratère.	n. mx	=	nerf maxillaire.
D	=	derme.	n. W	=	nerf de Weber.
E	=	épiderme.	o	=	œil.
e. l	=	ethmoïde latéral.	o-c	=	ostéo-cartilage.
e. ly	=	espace lymphatique.	ot	=	otolithe.
ép	=	épiphyse.	pa	=	pallium.
f. c	=	fissure choroïdale.	pap.	=	papille sensorielle.
f. conj	=	fibres conjonctives.	par	=	parasphénoïde.
f. M	=	fibres de Müller.	pi	=	couche pigmentaire (tape- tum nigrum).
fo	=	fossette.	po	=	pore.
fr	=	frontal.	rét	=	couche réticulaire.
g. h	=	ganglions habénulaires.	s. c	=	scléro-choroïde.
gl	=	glossopharyngien.	sns	=	cellule sensorielle.
gr	=	granuleuse externe.	sou	=	cellule de soutien.
hy	=	hypophyse.	tr-fac	=	trijumeau-facial (nerfs V et VII).
i	=	iris (ora serrata).	va	=	nerf vague.
i. mx	=	intermaxillaire.	v. md	=	valvule mandibulaire.
inf	=	infundibulum.	v. nat	=	vessie natatoire.
lag	=	lagna.	v. s	=	vaisseau sanguin.
l. e	=	limitante externe.			

PLANCHE 2.

- Fig. 1, 2, 3. — *Phreatobius cisternarum* Goeldi, vue supérieure, latérale et inférieure. (Gross. $\times 5$).
- Fig. 4. — Squelette; dans la cavité abdominale, indication de la vessie natatoire et du foie.

PLANCHE 3.

- Fig. 5. — Photographie d'un des deux premiers exemplaires faite par E. GOELDI en 1904.
- Fig. 6. — Coupe transversale passant par l'œil droit. Hémalun. (Gross. $\times 85$.) Microphot. J. BAER.
- Fig. 7. — Coupe longitudinale montrant l'œil et le lobe optique gauches. Hémalun et acide picrique. (Gross. $\times 40$.) Microphot. J. BAER. 1925.

PLANCHE 4.

- Fig. 8. — Fossette sensorielle prise dans une région où l'épiderme est épais et le tissu conjonctif hypodermique abondant (lèvre inférieure). (Gross. $\times 600$.)
- Fig. 9. — Fragment de peau pris sur la joue: mamelon sensoriel et bourgeon terminal. (Gross. $\times 600$.)
- Fig. 10. — Fossette dans épiderme mince (sommet des masséters). (Gross. $\times 600$.)
- Fig. 11. — Mamelon, ibidem. (Gross. $\times 600$.)
- Fig. 12. — Muqueuse buccale avec bourgeon terminal. (Gross. $\times 600$.)
- Fig. 13. — Mélanophores de la région dorsale dans panicule adipeux hypodermique. (Gross. $\times 300$.)
- Fig. 14. — Trois coupes horizontales à travers l'épiderme: en bas, couche de Malpighi; au milieu, cell. en massues et mamelon; en haut, couche superficielle avec cell. muqueuses et bourgeon. (Gross. $\times 300$.)
- Fig. 15. — Dégénérescence pigmentaire d'un mamelon sensoriel. (Gross. $\times 600$.)

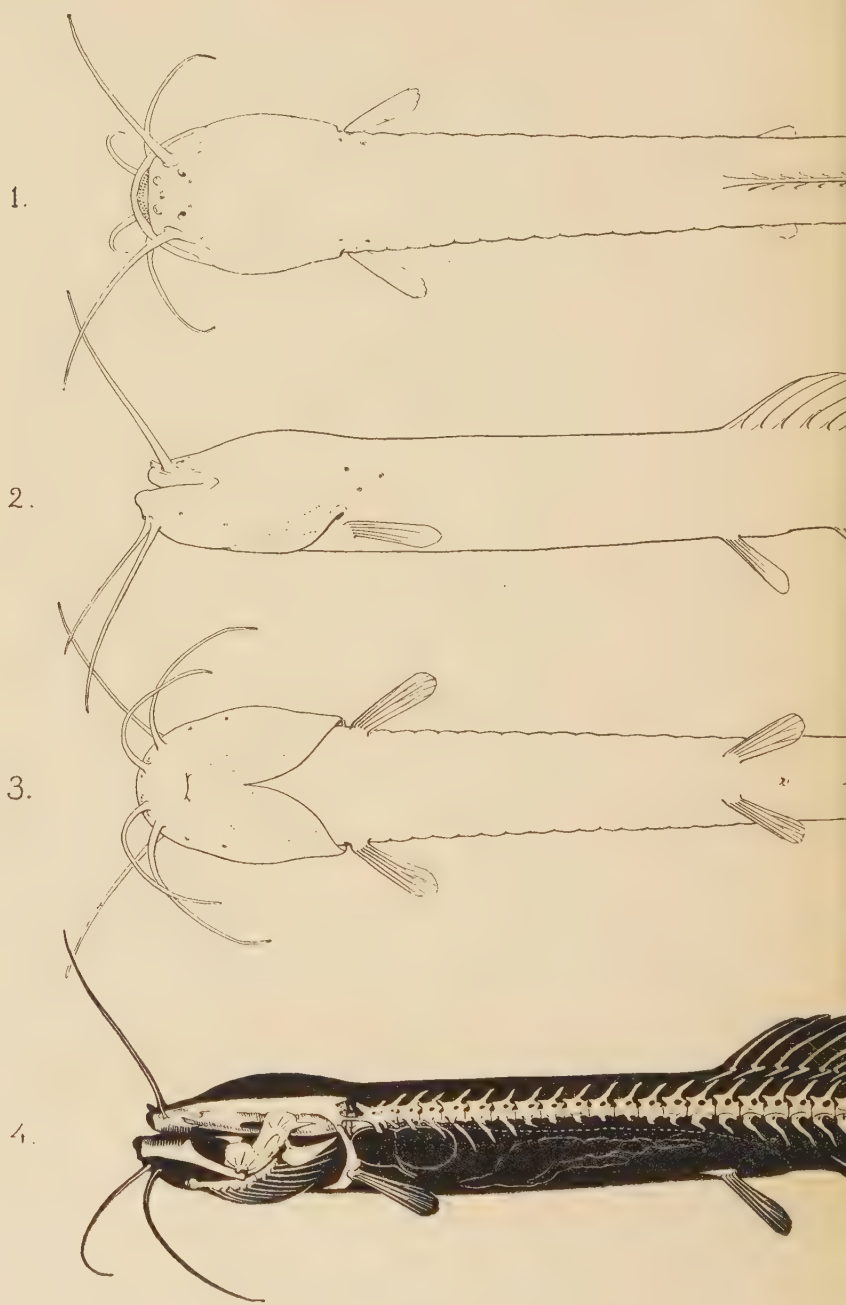
PLANCHE 5.

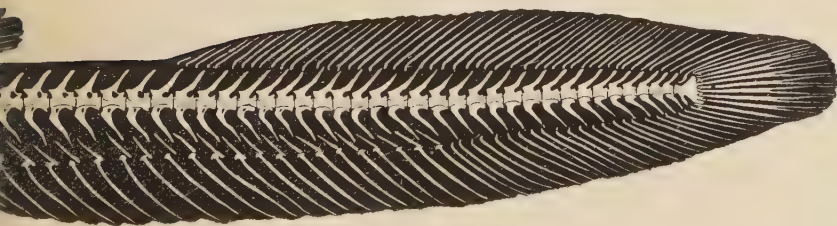
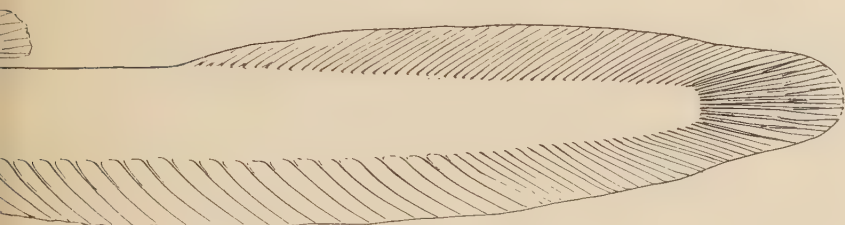
- Fig. 16. — Coupe longitudinale demi-schématique du début du canal supraoculaire gauche. (Gross. $\times 200$.)
- Fig. 17. — Papille 1, coupe transversale montrant l'espace lymphatique réduit latéralement à deux canaux. Cartilage en hachures, os en noir plein. (Gross. $\times 400$.)

- Fig. 18. — Même papille, coupe longitudinale un peu oblique traversant, en arrière, la muqueuse. (Gross. $\times 400$.)
- Fig. 19. — Papille 6, côté droit, cell. muqueuses et noyaux dégénérés, nerf se joignant au *ramus lateralis vagi*, coussinet conjonctif très épais. (Gross. $\times 400$.)
- Fig. 20. — Œil gauche, coupe verticale, à peu près méridienne; cristallin et corps vitré problématiques indiqués en pointillé. (Gross. $\times 300$.)
- Fig. 21. — Œil droit du même exemplaire (même orientation). (Gross. $\times 205$.)
- Fig. 22. — Rétine et sclérochoroïde. (Gross. $\times 1000$.)
- Fig. 23. — Œil gauche, coupe longitudinale à travers la région antéro-externe; traces de cristallin et bord de la fissure choroïdale. (Gross. $\times 205$.)
- Fig. 24 et 25. — Coupes horizontales passant par le plus grand diamètre des yeux de l'exemplaire II; désorganisation interne due au mauvais état de conservation de l'animal. (Gross. $\times 205$.)

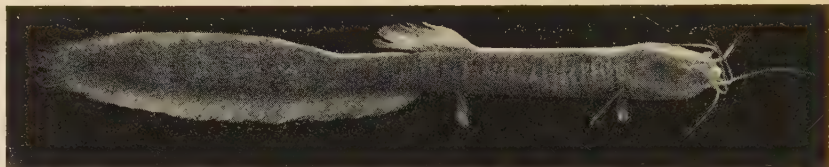
PLANCHE 6.

- Fig. 26. — Cerveau, reconstruction d'après coupes. A : côté, B : dessus, C : dessous. (Gross. $\times 33$.)
- Fig. 27-32. — Six coupes à travers l'encéphale. (Gross. $\times 38$.)
- Fig. 33. — Coupe longitudinale passant par le plus grand diamètre de l'hémisphère gauche. (Gross. $\times 38$.)
- Fig. 34. — Coupe longitudinale suivant le plan de symétrie. (Gross. $\times 38$.)
-

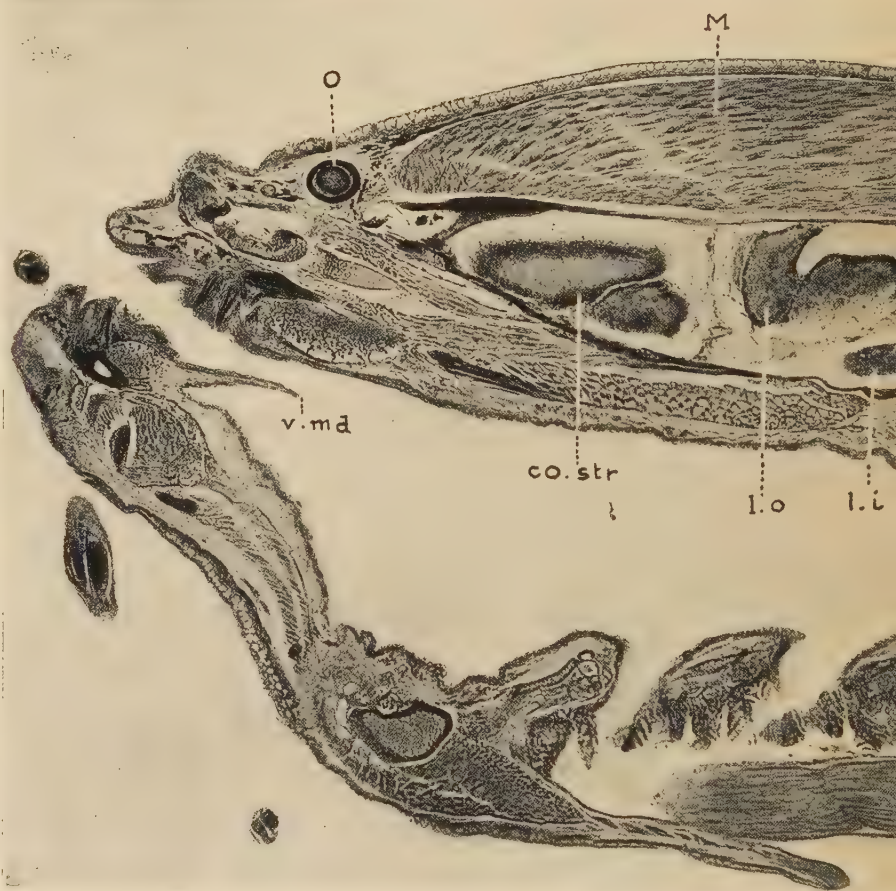


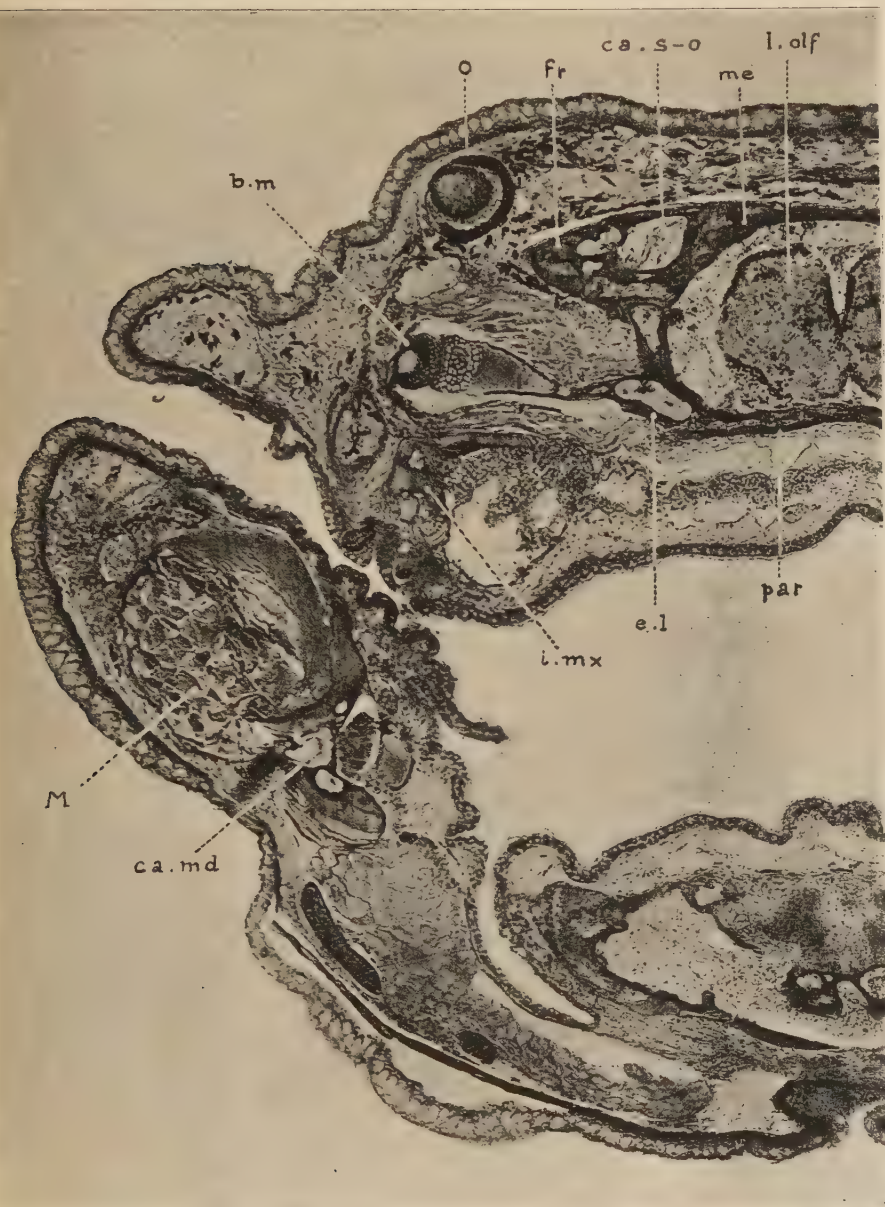


5



7

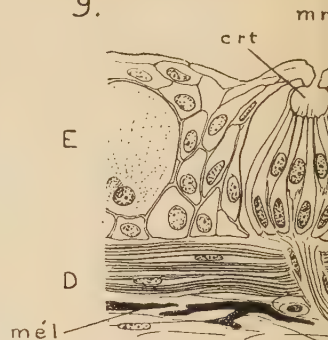




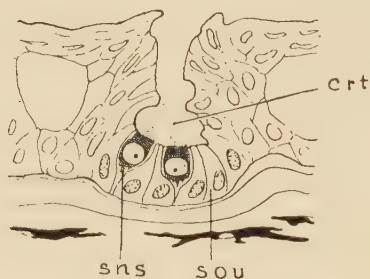
8.



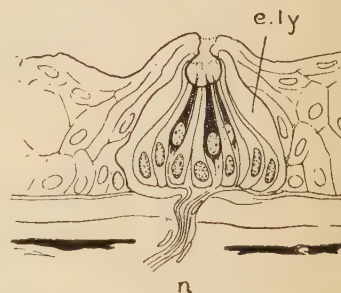
9.



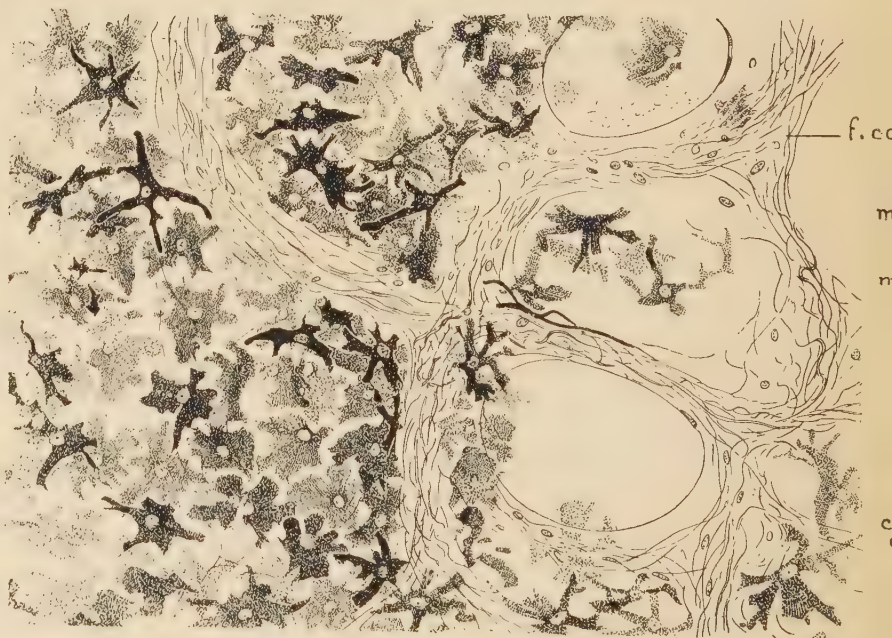
10.

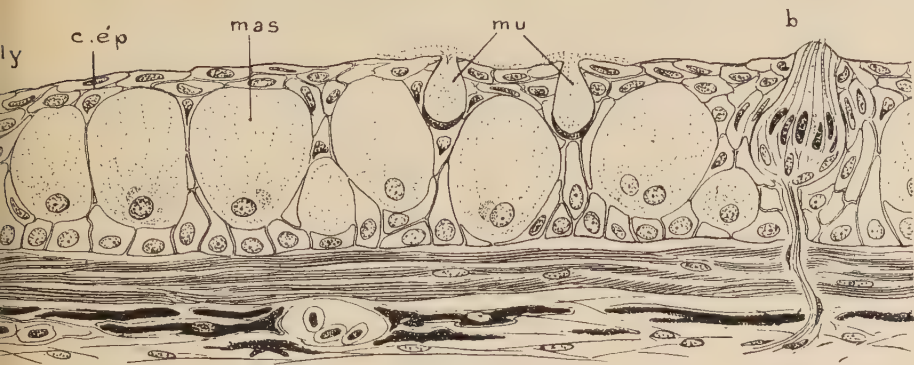


11.

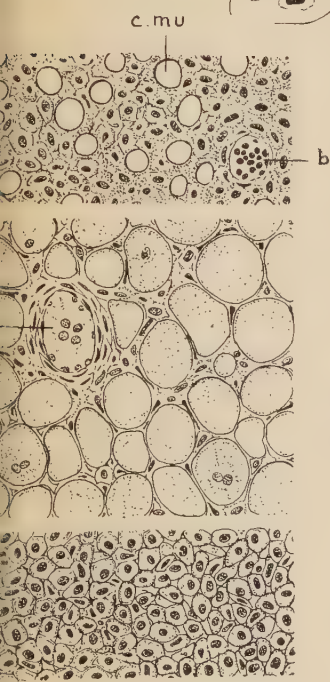


13.

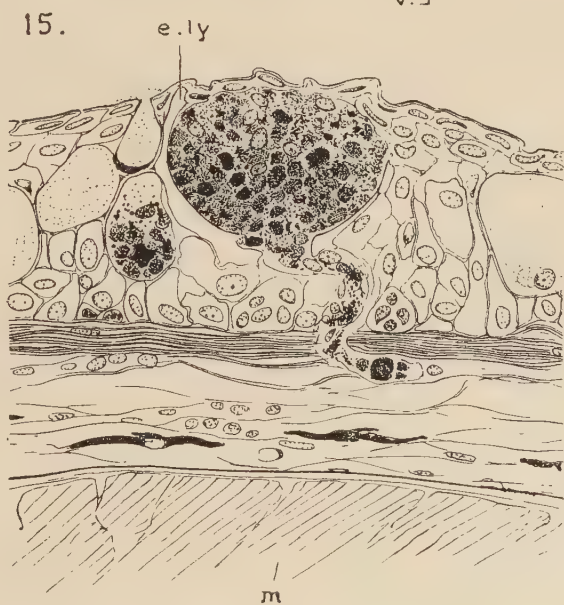


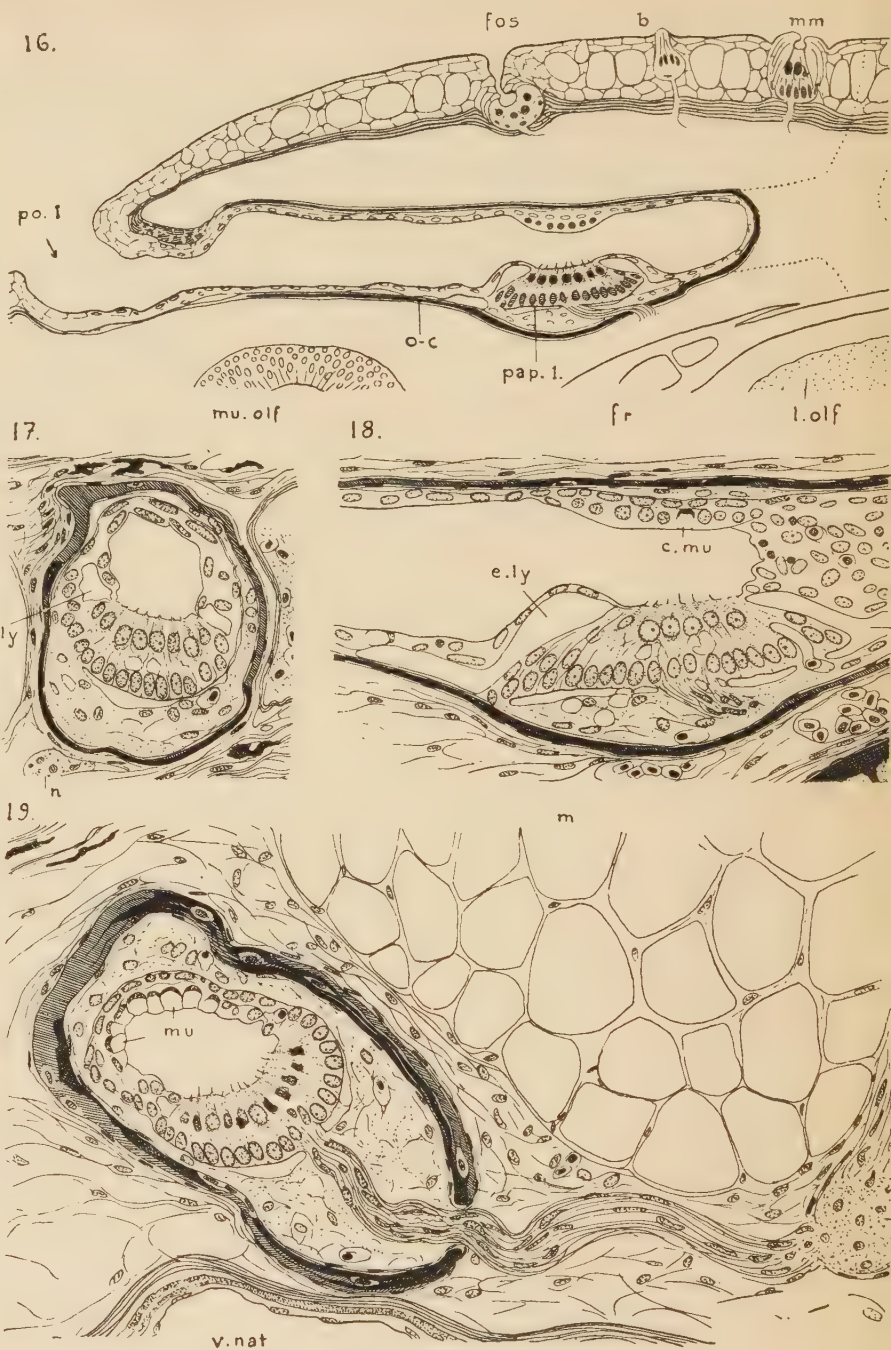


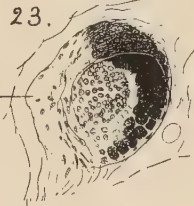
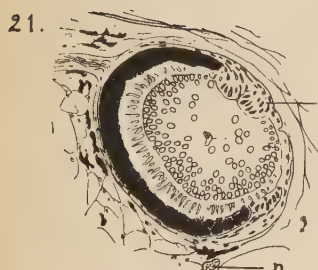
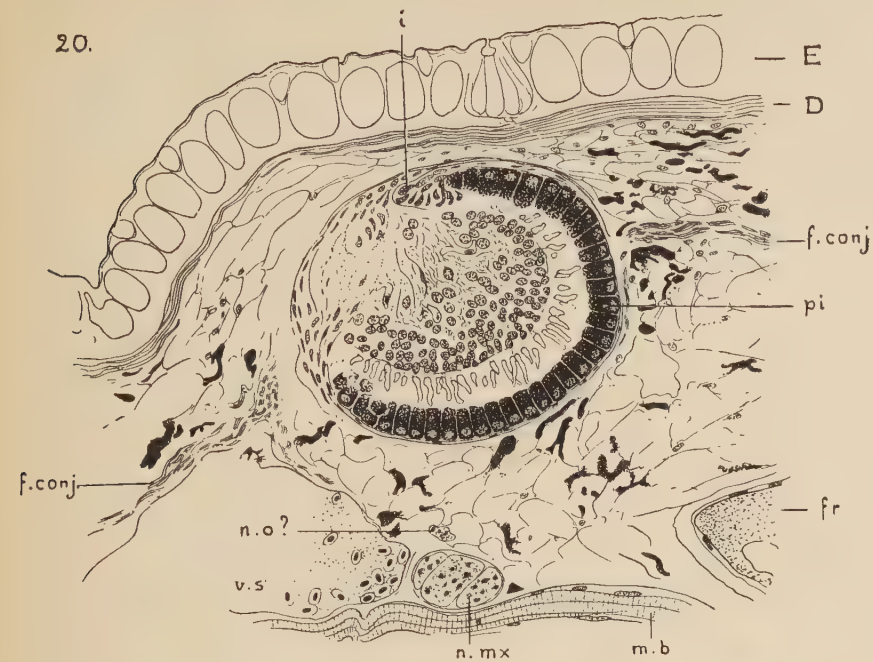
12.



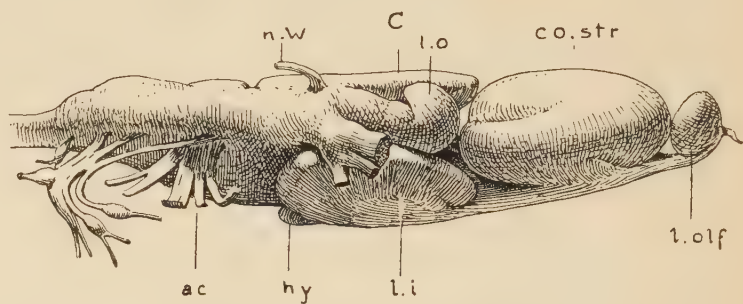
15.



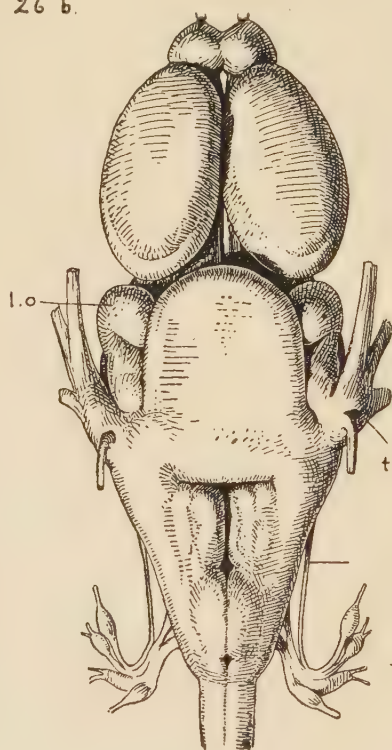




26 a.



26 b.



26 c.

